ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 94

2

ФЕВРАЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

**Учредители:**

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**
**РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
*Р. В. КАМЕЛИН*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, А. А. Паутов, М. Г. Пименов,
И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
*R. V. KAMELIN*

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, A. A. Pautov, M. G. Pimenov,
I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **И. И. Шамров**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 1: 30.01.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 19.01.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13. Уч.-изд. л. 15.4. Тираж 380 экз. Тип. зак. № 825. С 15

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2009 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2009 г.

УДК 582.657.2 : 575.22.7 : 577.2.08

© **В. Н. Войлокова,[1] О. В. Юрцева,[2] В. К. Боброва,[3] А. В. Троицкий[3]**

# МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА ГИБРИДОГЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ *POLYGONUM ASCHERSONIANUM* И *POLYGONUM SAMARENSE* (*POLYGONACEAE*)

V. N. VOYLOKOVA, O. V. YURTSEVA, V. K. BOBROVA, A. V. TROITSKY. MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR EVIDENCES OF HYBRID ORIGIN OF *POLYGONUM ASCHERSONIANUM* AND *POLYGONUM SAMARENSE* (*POLYGONACEAE*)

[1] Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., 4
E-mail: cent-adv@mail.ru
[2] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет МГУ, кафедра высших растений,
Факс (095) 939 18 27
E-mail: olgayurtseva@yandex.ru
[3] НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ
119899 Москва, Воробьевы горы
E-mail: tav@genebee.msu.su

Поступила 10.05.2007
Окончательный вариант получен 29.01.2008

Для выяснения наиболее вероятных родителей *P. aschersonianum* и *P. samarense* изучены морфологическая изменчивость и генетический полиморфизм этих видов, а также *P. salsugineum*, *P. patulum*, ×*P. arenastrum*, *P. aviculare* и предполагаемых гибридов *P. arenastrum* × *P. patulum*, *P. aviculare* × *P. patulum* в трех популяциях г. Волгограда. По результатам дискриминантного анализа *P. salsugineum, P. patulum* и *P. aviculare* / ×*P. arenastrum* образуют три дискретных группы, *P. aschersonianum* занимает положение между *P. salsugineum* и *P. patulum*, а *P. samarense* — между *P. aviculare* / ×*P. arenastrum* и *P. patulum*, как и гибриды *P. arenastrum* × *P. patulum, P. aviculare* × *P. patulum*. *P. samarense* морфологически сходен с последними как по отдельно взятым признакам, так и по их совокупности.

По результатам RAPD- и ISSR-анализа *P. salsugineum, P. patulum* и *P. aviculare* с ×*P. arenastrum* имеют в составе спектров специфичные ампликоны, образцы *P. aschersonianum* имеют разные наборы ампликонов от *P. salsugineum* и *P. patulum,* а на NJ- и SD-кладограммах *P. aschersonianum* занимает положение между ними. Гибриды *P. arenastrum* × *P. patulum, P. aviculare* × *P. patulum*, как и *P. samarense,* не имеют в своем составе RAPD- и ISSR-ампликонов от *P. salsugineum*, но объединяют ампликоны, специфичные для *P. patulum* и *P. aviculare* / × *P. arenastrum.* На NJ- и SD-кладограммах эти гибриды и *P. samarense* занимают промежуточное положение между *P. patulum* и *P. aviculare* с ×*P. arenastrum*. Поскольку *P. aschersonianum* и *P. samarense* отличаются по морфологии и имеют специфичные RAPD- и ISSR-ампликоны от разных родителей, они не тождественны.

Ключевые слова: *Polygonum,* таксономия, морфологическая изменчивость, гибридизация, дискриминантный анализ, RAPD-анализ, ISSR-анализ, генетический полиморфизм.

Работа посвящена выяснению вопроса о происхождении и видовом статусе *P. aschersonianum* H. Gross и *P. samarense* H. Gross. из подсекции Salsuginea Tzvel. (Цвелёв, 1979, 1996). Оба таксона обнаружены в нескольких точках в нарушенной степи на перекрытых песками гипсоносных холмах в районе г. Сарепта (ныне — Красноармейский р-н г. Волгограда), где они растут совместно с *P. salsugineum*

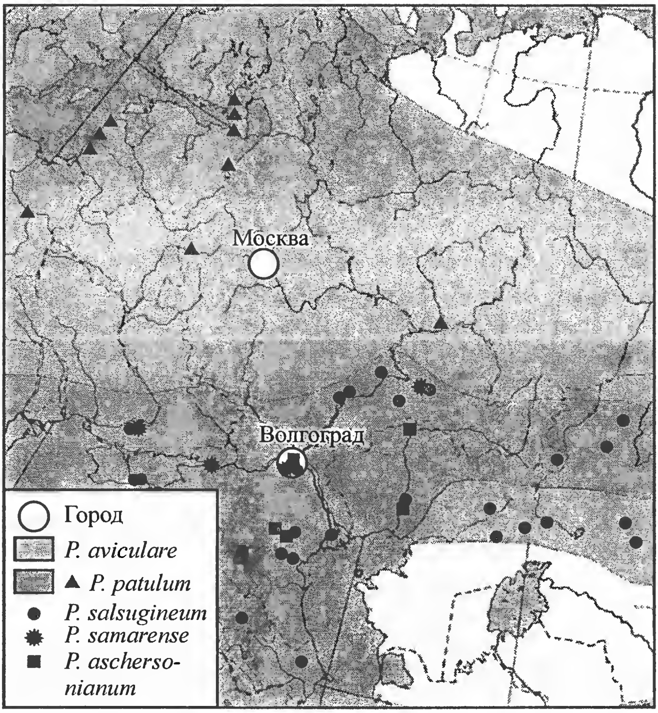


Рис. 1. Распространение *Polygonum aviculare*, *P. patulum*, *P. salsugineum*, *P. samarense*, *P. aschersonianum* на территории Восточной Европы.

Распространение *P. aviculare* показано светло-серым, распространение *P. patulum* — темно-серым и треугольниками, нахождение образцов прочих видов показано условными значками.

Bieb., *P. patulum* Bieb., *P. aviculare* L., ×*P. arenastrum* Boreau. Тут же обитают предполагаемые гибриды *P. aviculare* × *P. patulum*, *P. arenastrum* × *P. patulum*. Признаки таксонов приведены в табл. 1, распространение — на рис. 1.

*P. aschersonianum,* описанный из Поволжья и холмов близ Сарепты (Gross, 1913), во многих точках растет в непосредственной близости от *P. salsugineum*, и по предположениям Янишевского (1927а, б), Григорьева (1930) и Комарова (1936) это — гибрид *P. salsugineum* и *P. aviculare.* Типовой образец *P. aschersonianum* (B, изучено фото) и изотипы (LE!) действительно имеют определенное сходство с *P. salsugineum.*

Для *P. salsugineum* (подсекция *Salsuginea* Tzvel.) характерны свернутые в трубку линейно-шиловидные листья, ржаво-бурые трубчато-воронковидные раструбы 3—6 мм дл. с 12—20 жилками, околоцветники с желтыми краями долей, шиловидные тычиночные нити, ланцетные темно-бурые плоды, равномерно усеянные мелкими папиллами (подробнее см. Юрцева, 2008).

*P. aschersonianum* габитуально близок к *P. salsugineum*, оба имеют узкие линейные листья, желтые околоцветники с едва выступающими из них ланцетными плодами. Поэтому участие *P. salsugineum* в образовании *P. aschersonianum* не вызывает сомнений. При этом *P. aschersonianum* имеет более длинные (7—10 мм дл.) гиалиновые трубчатые раструбы с 10—17 жилками, разорванные на беловатые нитевидно-ланцетные дольки, более короткие тычиночные нити, расширенные в основании у трех тычинок внешнего круга (подробнее см. Юрцева, 2008). Второй родитель, от которого *P. aschersonianum* мог унаследовать длинные белые гиа-

## ТАБЛИЦА 1

Сопоставление признаков *Polygonum salsugineum*, *P.aschersonianum*, *P. samarense*, *P. patulum*, ×*P. arenastrum*, *P. aviculare*

| Признаки | *P. salsugineum* | *P. aschersonianum* | *P. samarense* |
|---|---|---|---|
| Побеги | Главный побег прямостоячий, 5—70 см выс., боковые — распростертые или восходящие, 5—50 см дл. | Главный побег слабо выражен, 5—30 см выс., боковые — распростертые или приподнимающиеся, 5—20 см дл. | Главный побег слабо выражен, 10—40 см выс., боковые — распростертые, приподнимающиеся, 20—25 см дл. |
| Длина нижних/верхних междоузлий | 10—30/7—20 мм | 15—20 мм/8—10 мм | 15—30 мм/5—10 мм |
| Нижние листья | Линейные, линейно-шиловидные, свернутые в трубку, с 1 жилкой, 5—30 мм дл., 0.3—2 мм шир. | Линейные, линейно-шиловидные, свернуты в трубку или с подвернутыми краями и 1 жилкой, 5—15 мм дл., 0.5—1 мм дл. | Линейные, обратно линейно-ланцетные, с подвернутым или плоским краем, 10—20 мм дл., 0.7—2 мм шир. |
| Раструбы | 4—8 мм дл., трубчато-воронковидные, с 12—20 жилками, ржаво-бурые, нижние разорваны на нитевидные дольки, верхние глубоко и остро зубчато-надрезанные | 5—6 мм дл., трубчатые, с 10—17 жилками, в основании бурые или травянистые, вверху полупрозрачные, гиалиновые, на 2/3 разорванные на многочисленные светлые ланцетные или нитевидные дольки | 5—10 мм дл., трубчатые, с 10—13 желтыми жилками, в основании бурые, вверху полупрозрачные, гиалиновые, почти до основания разорванные на длинные нитевидно-ланцетные дольки |
| Верхние листья | Линейные, 3—6 мм дл., 0.3—0.5 мм шир. или редуцированы | Линейные, 6—7 мм дл. и 0.3—0.5 мм шир. | Линейные, 3—5 мм дл., 1 мм шир. |
| Число цветков в раструбе | 1—2 | 1—2 | 1—2 |
| Околоцветник летних плодов | Желтый, иногда с антоциановым окрашиванием, 1.5—2.2 мм дл., разделен 1/2—1/3 | Желтый, иногда с антоциановым окрашиванием, 1.8—2.2 мм дл., разделен на 1/2 | Розово-белый, 1.3—2 мм дл., разделен на 1/2—2/3 |
| Тычинки | 5—9, тычиночные нити шиловидные | 5—7, нити тычинок внутреннего круга в основании расширены | 5—7, нити тычинок внутреннего круга в основании резко расширены |
| Плоды летние | 1.7—2.5 мм дл., 0.7—1.0 мм шир., ланцетные, темно-бурые, равномерно мелко папиллозные | 1.5—2.5 мм дл., 0.8—1 мм шир., ланцетные, темно-бурые, равномерно мелко папиллозные | 1.5—2 мм дл., 1—1.2 мм шир., яйцевидные, светло- или темно-бурые, равномерно-папиллозные |
| Верхушка летнего плода | Спрятана или едва выдается | Слегка выдается | Выдается на 1/4—1/3 |
| Околоцветник осенних плодов | 3—4 мм дл., разделен на 1/3—1/4 | 3—4 мм дл., разделен на 1/3—1/4 | Не обнаружены |
| Плоды осенние | 5—6 мм дл., 0.7—0.8 мм шир. | 5—6 мм дл., 0.8—1.0 мм шир. | » » |
| Распространение | Нижнее течение Волги и Дона, р. Урал, Приазовье, Предкавказье, Кавказ, Прикаспье, Южный Урал, Южная Сибирь, Приаралье, Прибалхашье | Волго-Донское междуречье, Среднее и Нижнее Поволжье, Волго-Урал, Ергени, Маныч, Прикаспье, Южный Урал | Причерноморье, Приазовье, Предкавказье, Волго-Дон, Средняя и Нижняя Волга Заволжье, Мордовия |
| Экология | На остепненных гипсоносных, каменистых, глинистых или сланцевых склонах, по окраинам солончаков | На солонцеватых и глинистых почвах в степи и на лугах | Солончаковые и солонцеватые луга, степные западины, сухая разреженная степь на песке |
| Сроки цветения | Конец августа—сентябрь | Конец августа—сентябрь | Август |
| Сроки плодоношения | Сентябрь—октябрь | Сентябрь | Август—сентябрь |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Признаки | *P. patulum* | *P. arenastrum* | *P. aviculare* |
|---|---|---|---|
| Побеги | Главный побег 15—70 см выс., боковые восходящие или вверх направленные, 20—50 см дл. | Главный побег 10—20 см выс., боковые — восходящие или прямостоячие, 10—20 см выс. | Главный побег 10—70 см выс., боковые — восходящие или прямостоячие, 10—20 см дл. |
| Длина нижних/верхних междоузлий | 15—30/6—10 | 5—12 мм/3—6 мм | 10—20/4—7 |
| Нижние листья | Линейные, обратно линейно-ланцетные, 15—50 мм дл. и 1—5 мм шир., плоские, с заметной средней и боковыми жилками | Эллиптические или обратно-ланцетные, 10—15 мм дл., 2—6 мм шир., плоские, с заметной средней и боковыми жилками | Эллиптические или обратно-ланцетные, 10—40 мм дл., 2—6 мм шир., плоские, с заметной средней и боковыми жилками |
| Раструбы | 5—10 мм дл., трубчатые, с 10—13 желтыми жилками, в основании ржаво-бурые, вверху полупрозрачные, гиалиновые, до половины и больше разорванные на нитевидно-ланцетные дольки | 4—7 мм дл., с 7—10 желтыми жилками, трубчатые, в основании ржаво-бурые, вверху полупрозрачные, гиалиновые, на 2/3 разорванные на нитевидно-ланцетные дольки | 4—7 мм дл., с 10—15 желтыми жилками, трубчатые, в основании ржаво-бурые, вверху полупрозрачные, гиалиновые, на 2/3 разорванные на нитевидно-ланцетные дольки |
| Верхние листья | Линейные, 3—5 мм дл., 1 мм шир. | Эллиптические, 5—10 мм дл., 1.5—3 мм шир. | Эллиптические, 3—7 мм дл., 1—2 мм шир. |
| Число цветков в раструбе | 1—2 | 3—5 | 3—5 |
| Околоцветник летних плодов | Розово-белый, 1.5—2.5 мм дл., рассечен на 2/3—3/4 | Розово-белый, 1.8—2.5 мм дл., рассечен на 1/2—2/3 | Розово-белый, 1.8—2.5 мм дл., рассечен на 2/3—3/4 |
| Тычинки | 7—8, нити тычинок в основании резко расширены | 5—7, нити тычинок в основании резко расширены | 7—8, нити тычинок в основании резко расширены |
| Плоды летние | 1.5—2.5 мм дл. и 1—1.4 мм шир., яйцевидные, светло- или темно-бурые, равномерно-папиллозные | 1.5—2.3 мм дл. и 1—1.5 мм шир., яйцевидные, темно-бурые, гладкие или полосато-папиллозные | 1.5—2.5 мм дл. и 1—1.5 мм шир., яйцевидные, темно-бурые, полосато-папиллозные |
| Верхушка летнего плода | Спрятана или выдается на 1/4 | Спрятана или выдается на 1/3 | Спрятана или едва выдается |
| Околоцветник осенних плодов | Исключительно редки | 2—3 мм дл., рассечен на 1/2 | 3—4 мм дл., рассечен на 1/2 |
| Плоды осенние | » » | 2—3.5 мм дл., 1.0—1.5 мм шир. | 3—4 мм дл., 1.1—1.7 мм шир. |
| Распространение | Средиземноморье, Причерноморье, нижнее течение Дона, Волги, Предкавказье, Кавказ, Ср. Азия (север), Юг Зап. и Восточной Сибири, Монголия | Арктические, умеренные и субтропические области Северного полушария | Арктические, умеренные и субтропические области Северного полушария |
| Экология | В разреженных степных сообществах на глинистых, щебнистых, песчаных, меловых и известняковых субстратах, на солончаках, солонцах и берегах морей и лиманов | На бедных песчаных почвах, часто по дорогам и вытаптываемым местам | На богатых и влажных почвах в населенных пунктах, садах, огородах, птичьих дворах, по обочинам дорог и тропинок, берегам водоемов |
| Сроки цветения | Июль—начало августа | Июль—сентябрь | Июль—сентябрь |
| Сроки плодоношения | Август | Август—октябрь | Август—октябрь |

линовые раструбы, не столь очевиден, поскольку на склонах холмов близ Сарепты произрастает целый ряд видов с такими же раструбами: *P. patulum* Bieb., *P. aviculare* L., *P. arenastrum* Boreau, а также гибриды *P. aviculare* × *P. patulum* и *P. arenastrum* × *P. patulum.*

*P. patulum* (подсекция *Patula* Tzvel.) имеет линейно-обратноланцетные плоские листья, гиалиновые блестящие трубчато-воронковидные раструбы 3—10 мм дл. с 10—13 желтыми жилками, околоцветники с розовато-белыми краями долей и яйцевидные светло-бурые плоды, равномерно усеянные мелкими папиллами (подробнее см. Юрцева, Крамина, 2004, 2006, 2007; Юрцева и др., 2007).

Для *P. aviculare* и ×*P. arenastrum* из подсекции *Polygonum* Tzvel. характерны эллиптические или обратно-ланцетные плоские листья, гиалиновые трубчатые раструбы 3—10 мм дл., с 10—15 желтыми жилками, околоцветники с розовато-белыми краями долей и яйцевидные темно-бурые плоды, усеянные рядами заметных папилл (подробнее см. Юрцева, Крамина, 2003). Гибридогенное происхождение ×*P. arenastrum* за счет скрещивания *P. aviculare* L. s. str. с *P. calcatum* Lindman показано ранее как морфологическими методами (Юрцева, Крамина, 2003), так и методом RAPD (Войлокова, 2006; Юрцева и др., 2006). Гибридизация *P. patulum* с *P. aviculare* и ×*P. arenastrum* показана ранее путем изучения морфологической изменчивости и генетического полиморфизма (Юрцева, Крамина, 2006, 2007; Юрцева и др., 2007).

*P. samarense* H. Gross (1913), близкий к *P. aschersonianum* по признакам и экологии, был описан из Поволжья (дер. Валуйки Новоузенского уезда Самарской обл.). Его отличают полупрозрачные, светлые, блестящие раструбы 7—10 мм дл., с 10—13 желтыми жилками, разорванные на длинные нитевидно-ланцетные дольки, околоцветники с белыми или розовато-белыми краями долей, рассеченные на 1/2—2/3 длины, нити всех тычинок резко расширены в основании, плоды яйцевидные, в сечении неравно трехгранные, светло- или темно-бурые, равномерно или полосато-папиллозные. Анализ типового (LE!, KW!) материала показал идентичность типовых образцов *P. samarense* и *P. scythicum* Klokov, объединенных в составе *P. samarense* (Цвелёв, 1979). Типовой образец *P. samarense* (B, изучено фото) сходен с гибридами между *P. patulum* и *P. aviculare* / ×*P. arenastrum.* Изотипы же *P. samarense* (LE!) габитуально сходны с *P. aschersonianum,* что, видимо, послужило основанием для включения *P. samarense* в состав *P. aschersonianum* (Цвелёв, 1996). Однако в отличие от *P. salsugineum* и *P. aschersonianum,* у изотипов *P. samarense* яйцевидные светло-бурые плоды и розовато-белые, без желтизны доли околоцветника. Эти признаки, как и светлые гиалиновые раструбы и более широкие листья, характерны для *P. patulum.* С другой стороны, распростертая форма роста, гиалиновые раструбы и розовато-белые доли околоцветника присутствуют и у повсеместно встречающихся *P. aviculare* и ×*P. arenastrum.* Поэтому участие *P. patulum* и *P. aviculare* / ×*P. arenastrum* в его образовании очень вероятно (Юрцева, 2008). Часть образцов предполагаемых гибридов между ними, собранных в окрестностях Сарепты, отвечает признакам типового материала *P. samarense* (Юрцева, 2008).

В обработке Н. Н. Цвелёва (1979) и в первом издании «Flora Europaea» (Webb, Chater, 1964) *P. aschersonianum* и *P. samarense* рассматриваются как самостоятельные виды в составе подсекции *Salsuginea* Tzvel. Во втором издании «Flora Europaea» (Akeroyd et all., 1993) отмечено, что *P. aschersonianum* и *P. samarense* могут быть вариантами *P. salsugineum* или гибридами *P. salsugineum* с *P. aviculare* L. или ×*P. arenastrum* Boreau. Во «Флоре Восточной Европы» *P. samarense* включен в состав *P. aschersonianum* (Цвелёв, 1996). Трудности выявления родителей *P. ascher-*

*sonianum* и *P. samarense* морфологическими методами делают молекулярно-генетические методы совершенно необходимыми для решения вопроса. Краткие результаты наших исследований приведены ранее (Войлокова и др., 2006; Yurtseva et al., 2006). В данной работе были поставлены следующие задачи: 1) изучить изменчивость морфологических признаков в смешанных популяциях, состоящих из *P. salsugineum* Bieb., *P. patulum* Bieb., *P. aviculare L., ×P. arenastrum* и их предполагаемых гибридов: *P. aschersonianum, P. samarense, P. aviculare × P. patulum, ×P. arenastrum × P. patulum*. Выяснить, к каким видам наиболее близки морфологически *P. aschersonianum* и *P. samarense*; 2) исследовать генетический полиморфизм перечисленных таксонов методами RAPD- и ISSR-анализа, выявить специфичные для таксонов RAPD- и ISSR-маркеры; 3) сопоставить результаты исследования морфологического и генетического полиморфизма и выявить виды, давшие вклад в образование *P. aschersonianum* и *P. samarense*.

## Материалы и методика

Материал для исследования был собран на остепненных гипсоносных холмах в окрестностях Сарепты (Красноармейский р-н г. Волгограда) в двух пунктах: близ ж.-д. станции Красноармейская в 2004 г. и близ ж.-д. станции Судоверфь в 2006 г. (табл. 2). В первом пункте материал собрали в двух нарушенных местообитаниях, разделенных расстоянием 200 м: на краю свалки (выборка S-2004) и на дороге в степи (выборка SH-2004). Здесь 8 видов представлено 127 гербарными образцами: 73 из точки S и 54 из точки SH. Во втором пункте (выборка VS-2006) материал собрали при подъеме на холмы от ж.-д. станции Судоверфь вдоль грунтовой дороги, пролегающей по нарушенной степи. Здесь 5 видов и гибридов представлено 100 гербарными образцами.

Были измерены значения 28 морфологических признаков: 1 — высота главного побега, 2 — длина самого длинного нижнего бокового побега, 3 — диаметр его в основании, 4 — диаметр побега вверху, 5 — длина раструба в основании побега, 6 — длина раструба в области соцветия, 7 — длина долей раструба в области соцветия, 8 — отношение длины долей к длине раструба, 9 — число жилок раструба, 10 — длина нижнего листа, 11 — ширина нижнего листа, 12 — индекс нижнего листа, 13 — длина брактеи, 14 — ширина брактеи, 15 — индекс брактеи, 16 — средняя длина междоузлий в основании побега, 17 — средняя длина междоузлий в верхней части побега, 18 — отношение длины нижних междоузлий к длине верхних (индекс сокращения длины междоузлий), 19 — длина околоцветника, 20 — длина долей околоцветника, 21 — отношение длины долей к длине околоцветника (индекс околоцветника), 22 — длина плода, 23 — ширина плода, 24 — отношение длины плода к ширине (индекс плода), 25 — длина выступающей из околоцветника верхушки плода, 26 — окраска околоцветника (желтая/бело-розовая), 27 — поверхность плода в баллах (1 — гладкая, 2 — равномерно бородавчатая, 3 — полосато-бородавчатая), 28 — окраска плода (1 — светло-бурая, 2 — темно-бурая).

Для каждого вида и признака в рамках однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) были вычислены значения выборочного среднего и его ошибки, произведена оценка достоверности различий средних значений признаков по критерию Тьюки для выборок неравного размера (Tukey, 1949). Для исследования изменчивости признаков в смешанных популяциях использовали пошаговый дискриминантный анализ (F-enter = 4) и канонический анализ. Статистическая обработка

ТАБЛИЦА 2

Характеристика материала для проведения морфологического и молекулярного анализа

| № | Дата сбора | Место сбора | Вид | Число образцов для морфологического анализа | Образцы для RAPD- и ISSR-анализа |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 17.08.2004 | Ж.-д. станция Красноармейская, помойка, S-2004 | *P. salsugineum* | 14 | S-Sal-1, 2, 3, 4, |
| 2 | 17.08.2004 | Там же | *P. aschersonianum* | 8 | S-Asch-1, 2 (5, 6, 7) |
| 3 | 17.08.2004 | » » | *P. samarense* | 12 | S-Hybr-1, 2, 3, 4, 5, 6 |
| 4 | 17.08.2004 | » » | *P. patulum* | 18 | S-Pat-1, 2, 3, 4, 5, 6 |
| 5 | 17.08.2004 | » » | ×*P. arenastrum* | 10 | S-AR-1, 2, 3, 4, 5, 6 |
| 6 | 17.08.2004 | » » | *P. aviculare* | 6 | — |
| 7 | 17.08.2004 | Ж.-д. станция Красноармейская, дорога, SH-2004 | *P. patulum* | 23 | SH-Pat-1, 2, 3, 4, 5, 6 |
| 8 | 17.08.2004 | Там же | ×*P. arenastrum* | 10 | SH-AR-1, 2, 3, 4, 5, 6 |
| 9 | 17.08.2004 | » » | *P. aviculare* | 6 | SH-AV-1, 2, 3, 4, 5, 6 |
| 10 | 17.08.2004 | » » | *P. arenastrum* × *P. patulum* | 7 | SH-Hybr-1, 2, 4, 5 |
| 11 | 17.08.2004 | » » | *P. aviculare* × *P. patulum* | 11 | SH-Hybr-3, 6 |
| 12 | 04.08.2006 | Ж.-д. станция Судоверфь, песок, VS-2006 | *P. salsugineum* | 28 | VS-Sal-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 |
| 13 | 04.08.2006 | Там же | *P. aschersonianum* (узколистный) | 16 | VS-Asch-a-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 |
| 14 | 04.08.2006 | » » | *P. aschersonianum* (широколистный) | 11 | VS-Asch-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 |
| 15 | 04.08.2006 | » » | *P. patulum* | 6 | VS-Pat-1, 2, 3, 4, 5, 6 |
| 16 | 04.08.2006 | » » | *P. arenastrum* × *P. patulum* | 22 | VS-Hybr-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 |
| 17 | 04.08.2006 | » » | ×*P. arenastrum* | 17 | VS-AR-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 |

морфометрических данных выполнена с помощью пакета статистических программ Statistica for Windows 6.0.

Для анализа генетического полиморфизма с гербаризируемых экземпляров отобрали и высушили в силикагеле молодые листья. В каждом пункте изучено 46 образцов (табл. 2). ДНК выделяли из 30 мг листьев каждого образца с использованием набора NucleoSpin Plant (Macherey-Nagel, Германия).

Для проведения реакции PCR взяли 12 RAPD- и 8 ISSR-праймеров (табл. 3), многие из которых ранее успешно использовались для выявления полиморфизма и решения вопросов гибридизации у представителей рода *Fallopia* (*Polygonaceae*) (Hollingsworth et al., 1998).

Реакционная смесь (20 мкл) содержала 10—20 нг ДНК, 10 пмолей праймера, 200 мкМ каждого dNTP, 2.5 мМ $MgCl_2$, 1.5 ед. Taq-полимеразы (Диалат ЛТД, Россия) в рекомендованном производителем буфере. PCR-реакцию с предварительной денатурацией при температуре 95 °C продолжительностью 3 мин проводили в течение 40 циклов в режиме: денатурация при 94 °C — 30 с, отжиг при 36 °C — 30 с, элонгация при 72 °C — 40 с. Продукты реакции разделяли электрофорезом

ТАБЛИЦА 3

Последовательности используемых в работе праймеров
Y = T C (pyrimidine), R = G A (purine)

| Название праймера | Последовательность праймера | Длина, н |
|---|---|---|
| | ISSR праймеры | |
| UBC-840 | GAGAGAGAGAGAGAGAYT | 18 |
| UBC-855 | ACACACACACACACACYT | 18 |
| UBC-868 | GAAGAAGAAGAAGAAGAA | 18 |
| UBC-881 | GGGTGGGGTGGGGTG | 18 |
| M7 | CAGCAGCAGCAGCAG | 15 |
| M10 | CACACACACACA(A/G)G | 14 |
| M12 | CACACACACACA(A/G)(C/T) | 14 |
| M13 | AGCAGCAGCAGC(C/T) | 13 |
| | RAPD праймеры | |
| OPA-06 | GGTCCCTGAC | 10 |
| OPA-08 | GTGACGTAGG | 10 |
| OPA-16 | AGCCAGCGAA | 10 |
| OPF-08 | GGGATATCGG | 10 |
| OPF-14 | TGCTGCAGGT | 10 |
| OPF-16 | GGAGTACTGG | 10 |
| OPF-17 | AACCCGGGAA | 10 |
| OPF-20 | GGTCTAGAGG | 10 |
| OPP-20 | GACCCTAGTC | 10 |
| AE13 | TGTGGACTGG | 10 |
| B474 | AGGCGGGAAC | 10 |
| R03 | ACACAGAGGG | 10 |

Примечание. Праймеры серии M использованы только для анализа популяции VS-2006.

в 1.6%-ном агарозном геле в трис-боратном буфере с бромистым этидием и фотографировали.

При проведении RAPD- и ISSR-маркирования геномов спорышей амплифицировали фрагменты ДНК размером от 0.2 до 3 тпн. Число ампликонов в зависимости от используемого праймера составило 14—20 для ISSR-анализа и 26—32 для RAPD-анализа.

Данные RAPD- и ISSR-маркирования были представлены в виде бинарных матриц присутствия/отсутствия фрагментов одинаковой длины. По матрице состояний были рассчитаны матрицы различий (Nei, Li, 1979), по которым построены дендрограммы сходства методом объединения соседей — Neighbour joining, NJ (Satou, Nei, 1987) с помощью программы TREECON v. 1.3 (Van de Peer, DeWachter, 1997) и методом неоднозначного разбиения — split decomposition (Bandelt, Dress, 1992), реализованным в компьютерной программе SPLITSTREE 3.2 (Hunson, 1998). Для установления уровня генетического родства использован метод объединения соседей, NJ (Saitou, Nei, 1987). Генетические расстояния рассчитывали по формуле: 1 — $[2N_{AB} / (N_A + N_B)]$, где $N_{AB}$ — число общих (одинаковых по размеру) фрагментов; $N_A$, $N_B$ — число различающихся фрагментов у образцов A и B (Nei, Li, 1979). Для оценки значимости деревьев при их построении проведено 100 бутстреп-реплик.

## Результаты исследований смешанных популяций близ ж.-д. станции Красноармейская, 2004 г.

Изменчивость морфологических признаков была изучена 1) в выборке S-2004, объединяющей образцы *P. salsugineum, P. aschersonianum, P. samarense, P. patulum, P. aviculare, P. arenastrum*; 2) в выборке SH-2004, объединяющей образцы *P. patulum, P. aviculare,* ×*P. arenastrum*, гибридов *P. aviculare* × *P. patulum, P. arenastrum* × *P. patulum.* При этом образцы *P. samarense* из точки S-2004 проявляли большое сходство с гибридами из точки SH-2004.

**Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA)** проведен для признаков 1—21, 23—26 в объединенной выборке S + SH-2004 из 127 образцов 8 видов. Средние значения признаков и пределы их изменчивости в выборках отдельных видов и гибридов приведены в табл. 4.

Наибольшее число достоверных отличий найдено у *P. salsugineum* с ×*P. arenastrum* (15 признаков) и с *P. aviculare* (14 признаков). У *P. salsugineum* с *P. patulum* или с *P. samarense* найдены достоверные отличия по 12 признакам. ×*P. arenasrum* и *P. aviculare* в Сарепте достоверно не отличаются ни по одному признаку, а у гибрида *P. arenastrum* × *P. patulum* лишь листья значимо шире, чем у гибрида *P. aviculare* × *P. patulum.* Гибрид *P. arenastrum* × *P. patulum* не имеет достоверных отличий от *P. aviculare*, гибрид *P. aviculare* × *P. patulum* отличается от ×*P. arenastrum* по 3 признакам: у второго значимо шире листья, брактеи и плоды.

Между ×*P. arenastrum* и *P. patulum* найдены достоверные отличия по 12 признакам: высоте главного побега, длине междоузлий в основании побега, длине раструбов в верхней и нижней части побега, длине зубцов раструбов, длине и ширине листьев и брактей, индексу брактей, длине и ширине плодов. Сопоставимое число отличий (по 15 признакам) найдено для этих же видов из окрестностей ж.-д. станции Мечетка на северной окраине г. Волгограда (Юрцева и др., 2007). Между *P. aviculare* и *P. patulum* всего 2 достоверных отличия: у *P. aviculare* значимо шире листья и брактеи.

Гибриды *P. arenastrum* × *P. patulum*, *P. aviculare* × *P. patulum* достоверно отличались от предполагаемых родителей по 0—2 признакам. При этом гибриды имели промежуточные средние значения по 10 признакам (1, 2, 9, 12—16, 19, 23 в разделе «Материалы и методика»), меньшие значения, чем у родителей, — у признака 3, близкие к *P. patulum* значения — у 7 признаков (4, 10, 11, 18, 20, 22, 25), близкие к ×*P. arenastrum* и *P. aviculare* значения — у 12 признаков (5—8, 10, 11, 17, 18, 20, 22, 24, 25).

*P. aschersonianum* оказался наиболее близок к *P. salsugineum,* их достоверно различает 6 признаков: длина зубцов на раструбе, степень надреза раструбов, индекс листа, индекс брактей, длина междоузлий в верхней части побегов, индекс плода. С другой стороны, *P. aschersonianum* в равной степени близок к *P. samarense* и *P. patulum*, их достоверно различают 7 и 8 признаков: число жилок на раструбе, ширина листа, индекс или длина брактей, длина долей околоцветника, индекс околоцветника, ширина и индекс плода, а для *P. patulum* — еще и длина плода. Таким образом, *P. salsugineum*, *P. samarense* и *P. patulum* могли участвовать в образовании *P. aschersonianum.* От ×*P. arenastrum* и *P. aviculare* у *P. aschersonianum* отличий много больше — по 14 и 12 признакам.

*P. samarense* значимо отличается от *P. salsugineum* по 12 признакам: диаметру бокового побега вверху, длине междоузлий у верхушки побега, длине зубцов раструба, индексу расчленения раструба, ширине листьев, индексам листьев и брактей, длине долей околоцветника, индексу расчленения околоцветника, длине, ши-

## ТАБЛИЦА 4

Средние значения признаков, их ошибки и пределы варьирования признаков у *Polygonum salsugineum*, *P. aschersonianum*, *P. samarense*, *P. patulum*, ×*P. arenastrum*, *P. aviculare*, *P. patulum* × *P. arenastrum*, *P. patulum* × *P. aviculare* по объединенной выборке S+SH—2004, собранной на холмах близ ж.-д. станции Красноармейская

| № | Признаки | *P. salsugineum* (14) | *P. aschersonianum* (13) | *P. samarense* (12) | *P. patulum* (41) | *P. arenastrum* (20) | *P. aviculare* (12) | *P. patulum* × *P. arenastrum* (8) | *P. patulum* × *P. aviculare* (7) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Высота главного побега, см | 34.50 ± 3.23<br>12.0—48.0 | 33.31 ± 3.36<br>20.0—55.0 | 27.37 ± 3.49<br>10.5—67.0 | 27.93 ± 1.97<br>12.0—58.0 | 11.45 ± 2.71<br>6.5—17.0 | 14.92 ± 3.49<br>10.0—26.0 | 17.13 ± 4.28<br>8.0—24.0 | 15.43 ± 4.57<br>11.0—24.0 |
| 2 | Длина бокового побега, см | 29.36 ± 2.95<br>5.0—50.0 | 34.92 ± 3.06<br>11.0—52.0 | 23.42 ± 3.18<br>8.0—33.0 | 25.88 ± 1.73<br>8.0—45.0 | 16.45 ± 2.46<br>10.0—25.0 | 16.75 ± 3.18<br>6.0—24.0 | 21.63 ± 3.90<br>14.0—38.0 | 21.86 ± 4.17<br>12.0—28.0 |
| 3 | Диаметр побега в основании, мм | 1.02 ± 0.07<br>0.4—1.6 | 1.15 ± 0.07<br>0.8—1.8 | 1.18 ± 0.08<br>0.7—1.7 | 1.08 ± 0.04<br>0.6—1.8 | 1.02 ± 0.06<br>0.7—1.3 | 1.06 ± 0.08<br>0.7—1.5 | 0.90 ± 0.09<br>0.7—1.1 | 0.86 ± 0.10<br>0.7—1.0 |
| 4 | То же вверху, мм | 0.37 ± 0.06<br>0.2—0.6 | 0.50 ± 0.06<br>0.3—1.0 | 0.70 ± 0.06<br>0.4—2.3 | 0.43 ± 0.03<br>0.3—1.0 | 0.59 ± 0.05<br>0.5—0.8 | 0.58 ± 0.06<br>0.5—0.6 | 0.46 ± 0.08<br>0.4—0.7 | 0.40 ± 0.08<br>0.3—0.5 |
| 5 | Длина нижних раструбов, мм | 5.95 ± 0.47<br>4.0—8.0 | 6.27 ± 0.49<br>4.0—7.0 | 7.07 ± 0.51<br>5.0—9.0 | 7.68 ± 0.28<br>5.0—16.0 | 5.43 ± 0.39<br>3.5—9.0 | 5.92 ± 0.51<br>4.5—8.5 | 5.50 ± 0.62<br>3.5—8.0 | 5.71 ± 0.67<br>3.5—8.0 |
| 6 | Длина верхних раструбов, мм | 4.14 ± 0.22<br>2.0—6.0 | 4.38 ± 0.23<br>3.0—5.5 | 4.73 ± 0.24<br>5.0—6.0 | 4.15 ± 0.13<br>2.4—5.5 | 5.31 ± 0.19<br>4.5—6.0 | 4.82 ± 0.24<br>4.0—6.0 | 4.94 ± 0.30<br>3.5—6.5 | 4.60 ± 0.32<br>4.0—5.5 |
| 7 | Длина зубцов раструба, мм | 1.75 ± 0.19<br>1.0—2.5 | 2.66 ± 0.20<br>2.0—3.5 | 2.80 ± 0.21<br>1.5—4.0 | 2.27 ± 0.16<br>1.8—4.0 | 3.55 ± 0.16<br>2.8—4.5 | 2.72 ± 0.21<br>2.0—17.0 | 3.40 ± 0.25<br>2.0—4.5 | 2.84 ± 0.27<br>2.0—3.6 |
| 8 | Длина зубцов/длина раструба | 0.43 ± 0.03<br>0.33—0.38 | 0.61 ± 0.04<br>0.5—0.8 | 0.60 ± 0.04<br>0.27—0.87 | 0.55 ± 0.02<br>0.4—0.66 | 0.66 ± 0.03<br>0.51—0.76 | 0.56 ± 0.04<br>0.55—0.83 | 0.72 ± 0.05<br>0.44—0.82 | 0.61 ± 0.05<br>0.5—0.72 |
| 9 | Число жилок раструба | 16.29 ± 1.11<br>10—21 | 17.00 ± 1.07<br>15.0—21.0 | 11.67 ± 1.20<br>7.0—15.0 | 8.78 ± 0.60<br>5.0—17.0 | 8.55 ± 0.86<br>5.0—9.0 | 11.50 ± 1.12<br>5.0—11.0 | 9.25 ± 1.37<br>5.0—17.0 | 9.00 ± 1.46<br>7.0—13.0 |
| 10 | Длина листа, мм | 19.46 ± 1.55<br>10.0—28.0 | 14.94 ± 1.60<br>10.0—23.0 | 16.92 ± 1.67<br>12.0—23.0 | 19.03 ± 0.90<br>7.3—40.0 | 12.80 ± 1.30<br>10.0—19.0 | 15.79 ± 1.67<br>10.5—33.0 | 21.50 ± 2.05<br>13.0—30.0 | 14.43 ± 2.19<br>10.5—22.0 |
| 11 | Ширина листа, мм | 0.69 ± 0.18<br>0.3—1.1 | 1.01 ± 0.18<br>0.6—1.1 | 1.98 ± 0.10<br>1.0—2.7 | 2.02 ± 0.11<br>1.0—3.8 | 3.67 ± 0.15<br>2.3—4.3 | 3.49 ± 0.19<br>2.1—4.5 | 3.46 ± 0.23<br>2.3—5.0 | 2.10 ± 0.25<br>1.7—2.4 |
| 12 | Индекс листа | 32.66 ± 1.65<br>0.03—0.73 | 16.96 ± 1.71<br>17.0—66.6 | 9.77 ± 1.78<br>1.2—10.0 | 10.24 ± 0.96<br>5.0—10.0 | 3.62 ± 1.38<br>3.02—7.03 | 3.62 ± 1.78<br>3.3—12.0 | 6.32 ± 2.18<br>5.6—8.0 | 7.00 ± 2.33<br>4.34—10.58 |

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 13 | Длина брактей, мм | 6.41 ± 0.47<br>4.0—10.0 | 6.48 ± 0.49<br>4.5—12.0 | 4.90 ± 0.51<br>1.5—9.5 | 3.97 ± 0.27<br>1.5—7.5 | 6.69 ± 0.39<br>4.0—9.5 | 5.68 ± 0.51<br>3.5—10.5 | 6.10 ± 0.62<br>3.7—7.5 | 4.36 ± 0.67<br>2.2—8.0 |
| 14 | Ширина брактей, мм | 0.27 ± 0.18<br>0.1—0.4 | 0.49 ± 0.18<br>0.3—0.8 | 1.04 ± 0.19<br>0.2—0.8 | 0.45 ± 0.10<br>0.2—1.0 | 1.97 ± 0.15<br>1.0—2.2 | 1.32 ± 0.19<br>0.5—2.0 | 1.16 ± 0.23<br>0.7—3.0 | 0.74 ± 0.25<br>0.3—1.2 |
| 15 | Индекс брактей | 25.17 ± 1.14<br>17.0—52.0 | 14.31 ± 1.17<br>17.0—35.0 | 8.66 ± 1.21<br>5.0—16.7 | 9.55 ± 0.66<br>5.0—10.0 | 3.83 ± 0.94<br>3.0—7.0 | 4.99 ± 1.21<br>2.5—7.0 | 6.17 ± 1.49<br>3.0—8.3 | 6.44 ± 1.59<br>4.44—10.0 |
| 16 | Длина нижних междоузлий, мм | 21.36 ± 1.72<br>12.0—35.0 | 20.77 ± 1.78<br>12.0—35.0 | 17.68 ± 1.86<br>10.0—32.0 | 19.11 ± 1.03<br>10.0—33.0 | 8.98 ± 1.44<br>6.0—13.5 | 12.43 ± 1.86<br>5.3—20.0 | 14.63 ± 2.28<br>10.0—20.0 | 12.71 ± 2.43<br>7.0—18.0 |
| 17 | Длина верхних междоузлий, мм | 15.81 ± 0.94<br>12.0—26.0 | 10.31 ± 0.98<br>6.3—26.0 | 6.57 ± 1.01<br>3.3—17.0 | 8.13 ± 0.55<br>4.0—17.0 | 5.47 ± 0.78<br>4.0—8.0 | 6.30 ± 1.01<br>4.0—12.0 | 6.75 ± 1.24<br>5.0—11.0 | 6.29 ± 1.32<br>5.0—10.0 |
| 18 | Индекс сокращения длины междоузлий | 1.61 ± 0.35<br>0.50—2.50 | 2.32 ± 0.37<br>0.95—4.28 | 2.97 ± 0.38<br>1.0—8.25 | 2.69 ± 0.20<br>0.76—8.25 | 1.80 ± 0.30<br>0.45—3.75 | 2.13 ± 0.38<br>1.53—3.75 | 2.41 ± 0.47<br>1.7—3.2 | 2.15 ± 0.50<br>1.4—3.6 |
| 19 | Длина околоцветника, мм | 2.12 ± 0.06<br>1.9—2.4 | 1.97 ± 0.06<br>1.8—2.2 | 2.01 ± 0.06<br>1.7—2.3 | 2.05 ± 0.03<br>1.7—2.4 | 2.24 ± 0.05<br>2.0—2.6 | 2.22 ± 0.06<br>1.8—2.5 | 2.16 ± 0.08<br>1.8—2.5 | 2.13 ± 0.08<br>1.7—2.7 |
| 20 | Длина его долей, мм | 0.92 ± 0.04<br>0.7—1.3 | 0.96 ± 0.05<br>0.8—1.0 | 1.35 ± 0.05<br>1.0—1.6 | 1.27 ± 0.03<br>1.1—1.7 | 1.37 ± 0.04<br>1.3—1.5 | 1.43 ± 0.05<br>1.1—1.6 | 1.35 ± 0.06<br>1.0—1.6 | 1.24 ± 0.06<br>1.0—1.5 |
| 21 | Индекс околоцветника | 0.44 ± 0.02<br>0.40—6.65 | 0.49 ± 0.02<br>0.35—0.55 | 0.68 ± 0.02<br>0.55—0.76 | 0.62 ± 0.02<br>0.52—0.76 | 0.65 ± 0.02<br>0.47—0.65 | 0.65 ± 0.02<br>0.6—0.75 | 0.62 ± 0.03<br>0.5—0.63 | 0.59 ± 0.03<br>0.52—0.68 |
| 22 | Длина выступающей верхушки плода, мм | 0.52 ± 0.06<br>0.2—0.8 | 0.35 ± 0.03<br>0.1—0.5 | 0.25 ± 0.07<br>0.01—0.3 | 0.18 ± 0.04<br>0.01—0.3 | 0.33 ± 0.05<br>0.01—0.5 | 0.16 ± 0.07<br>0.01—0.4 | 0.29 ± 0.08<br>0.01—0.5 | 0.27 ± 0.09<br>0.05—0.5 |
| 23 | Длина плода, мм | 2.26 ± 0.05<br>2.0—2.5 | 2.10 ± 0.05<br>1.9—2.3 | 1.93 ± 0.05<br>1.4—2.2 | 1.86 ± 0.03<br>1.4—2.2 | 2.12 ± 0.04<br>2.0—2.2 | 1.95 ± 0.05<br>1.70—2.2 | 2.04 ± 0.06<br>1.7—2.2 | 2.06 ± 0.07<br>1.6—2.5 |
| 24 | Ширина плода, мм | 0.76 ± 0.04<br>0.5—1.0 | 0.92 ± 0.04<br>0.7—1.0 | 1.17 ± 0.04<br>0.9—1.3 | 1.17 ± 0.02<br>0.9—1.6 | 1.40 ± 0.03<br>1.3—1.5 | 1.26 ± 0.04<br>1.1—1.3 | 1.34 ± 0.05<br>1.2—1.5 | 1.19 ± 0.05<br>1.0—1.5 |
| 25 | Индекс плода | 3.03 ± 0.07<br>2.2—4.2 | 2.31 ± 0.07<br>2.0—0.71 | 1.67 ± 0.07<br>1.53—1.90 | 1.61 ± 0.04<br>1.41—1.9 | 1.51 ± 0.06<br>1.46—1.69 | 1.54 ± 0.07<br>1.38—1.58 | 1.52 ± 0.09<br>1.3—1.57 | 1.74 ± 0.10<br>1.60—1.83 |

**Примечание.** Рядом с названием вида приведено число растений в выборке.

ТАБЛИЦА 5

Доля особей в популяциях с разной окраской околоцветника, плодов и поверхностью плодов, %

| Вид | Окраска околоцветника | | Окраска плодов | | | Поверхность плодов | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | желтая | бело-розовая | светло-бурая | средне-бурая | темно-бурая | гладкая | равномерно папиллозная | полосато-папиллозная |
| *P. salsugineum* | 100 | — | — | — | 100 | — | 100 | — |
| *P. aschersonianum* | 87.5 | 12.5 | 37.5 | 12.5 | 50 | — | 100 | — |
| *P. samarense* | — | 100 | 8.3 | 25 | 66.7 | 8.3 | 58.3 | 41.7 |
| *P. patulum* | — | 100 | 7.3 | 31.7 | 61 | 19.5 | 65.9 | 14.6 |
| ×*P. arenastrum* | — | 100 | 5 | 35 | 60.0 | — | 65.0 | 35.0 |
| *P. aviculare* | — | 100 | 8.4 | 41.6 | 50.0 | — | 50 | 50 |
| *P. patulum* × *P. arenastrum* | — | 100 | — | — | 100 | — | — | 100 |
| *P. patulum* × *P. aviculare* | — | 100 | — | 42.9 | 57.1 | — | 42.9 | 57.1 |

рине и индексу плода. Меньше достоверных отличий у *P. samarense* с *P. aschersonianum* — по 7 признакам, с ×*P. arenastrum* — по 5 признакам. Зато *P. samarense* оказался близок к *P. patulum*, *P. aviculare* и гибриду *P. arenastrum* × *P. patulum*, от которых его отличают соответственно 2, 1 и 1 признак. У *P. samarense* чуть тоньше побеги в верхней части и короче междоузлия в основании побегов, чем у *P. patulum*, несколько у́же листья, чем у *P. aviculare* и гибридов *P. arenastrum* × *P. patulum*. Между *P. samarense* и гибридами *P. aviculare* × *P. patulum* не нашлось достоверных отличий ни по одному признаку.

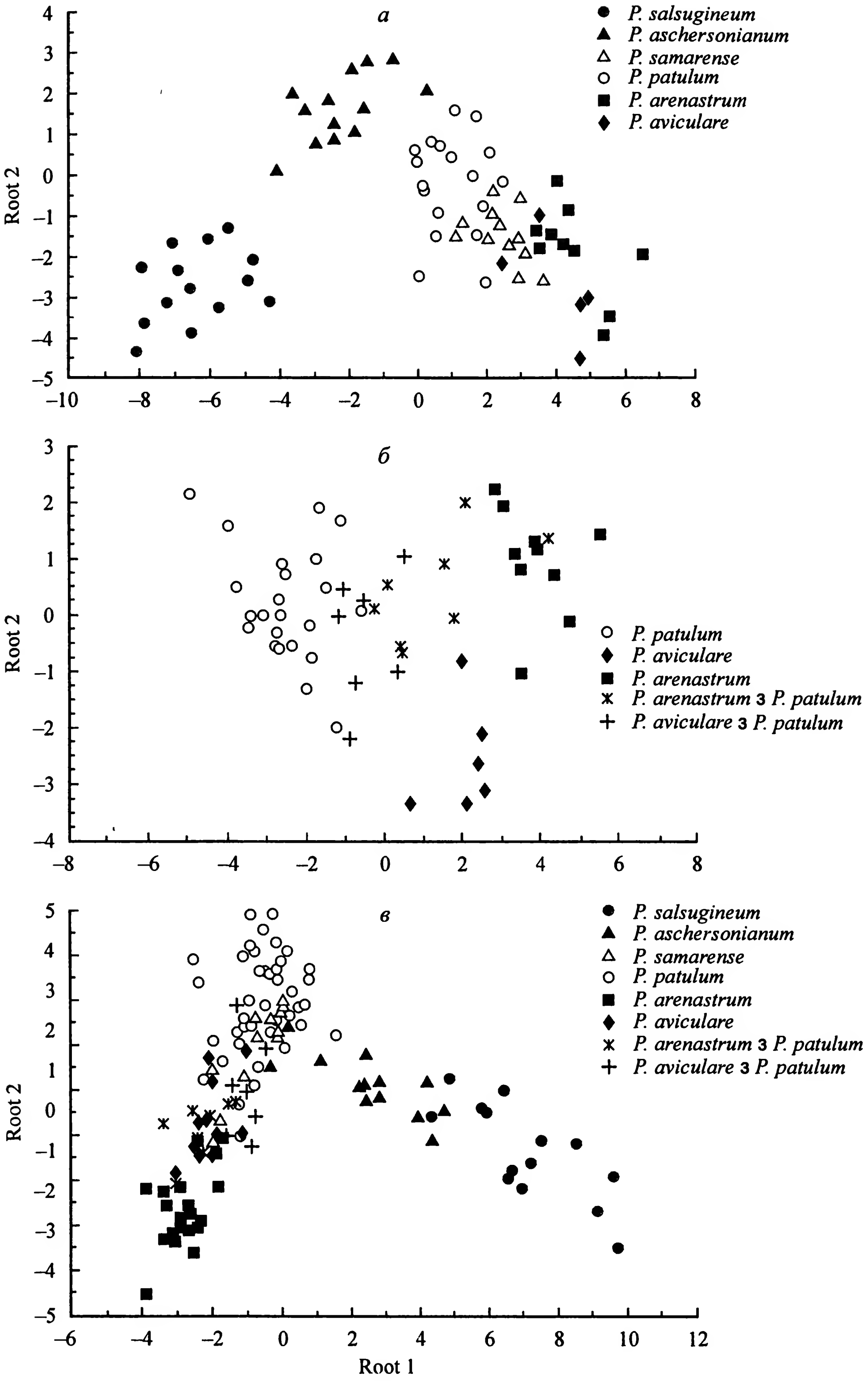
Таким образом, *P. samarense* достаточно далек от *P. salsugineum* и ×*P. arenastrum*, минимально или вовсе не отличается от *P. patulum*, *P. aviculare*, гибридов *P. aviculare* × *P. patulum* и *P. arenastrum* × *P. patulum*. Участие последних в его образовании наиболее вероятно.

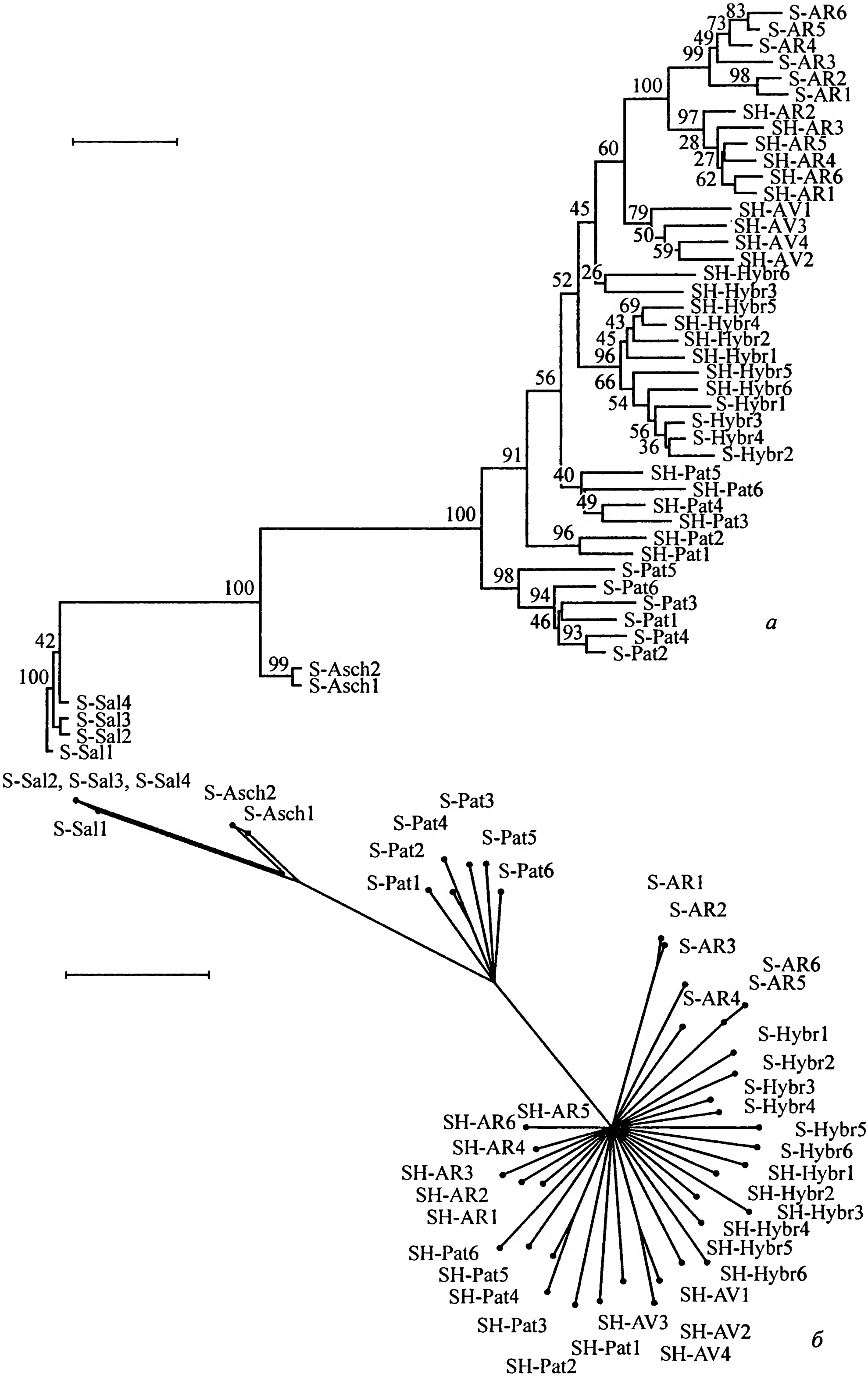
Отдельно были проанализированы окраска околоцветника и окраска и характер поверхности плодов (табл. 5). У большинства образцов *P. aschersonianum*, как и у *P. salsugineum*, желтый околоцветник и темно-бурые, тонко и равномерно папиллозные плоды, но изредка встречается розовато-белая окраска околоцветника, что выдает участие в его образовании иного вида. У остальных видов и гибридов бело-розовые доли околоцветника, а плоды преимущественно темно- и средне-бурые. При этом у *P. samarense* преобладают равномерно папиллозные плоды, характерные для *P. patulum*, а у гибридов *P. arenastrum* × *P. patulum*, *P. aviculare* × *P. patulum* — полосато-папиллозные. Поверхность плодов в смешанных популяциях столь сильно варьировала у родительских видов, что не показательна для выявления гибридов.

**Пошаговый дискриминантный и канонический анализ** проводили в разных вариантах: для 73 образцов 6 видов выборки S-2004, для 54 образцов 5 видов вы-

Рис. 2. Результаты пошагового дискриминантного и канонического анализа образцов *Polygonum salsugineum*, *P. aschersonianum*, *P. samarense*, *P. patulum*, *P. aviculare*, × *P. arenastrum* и гибридов по 25 признакам — двумерная диаграмма разброса в осях первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) канонических переменных.

*а* — 73 образца, 6 видов, выборка S-2004; *б* — 54 образца, 5 видов, выборка SH-2004; *в* — 127 образцов, 8 видов, объединенная выборка S + SH-2004.


a
● P. salsugineum
▲ P. aschersonianum
△ P. samarense
○ P. patulum
■ P. arenastrum
♦ P. aviculare
Root 2
4
3
2
1
0
−1
−2
−3
−4
−5
−10
−8
−6
−4
−2
0
2
4
6
8
б
○ P. patulum
♦ P. aviculare
■ P. arenastrum
✱ P. arenastrum з P. patulum
+ P. aviculare з P. patulum
Root 2
3
2
1
0
−1
−2
−3
−4
−8
−6
−4
−2
0
2
4
6
8
в
● P. salsugineum
▲ P. aschersonianum
△ P. samarense
○ P. patulum
■ P. arenastrum
♦ P. aviculare
✱ P. arenastrum з P. patulum
+ P. aviculare з P. patulum
Root 2
5
4
3
2
1
0
−1
−2
−3
−4
−5
−6
−4
−2
0
2
4
6
8
10
12
Root 1


83
73
49
99
98
100
97
28
27
62
60
45
79
50
59
52
26
69
43
45
96
66
54
56
36
56
91
40
49
96
100
98
94
46
93
100
42
100
99
S-AR6
S-AR5
S-AR4
S-AR3
S-AR2
S-AR1
SH-AR2
SH-AR3
SH-AR5
SH-AR4
SH-AR6
SH-AR1
SH-AV1
SH-AV3
SH-AV4
SH-AV2
SH-Hybr6
SH-Hybr3
SH-Hybr5
SH-Hybr4
SH-Hybr2
SH-Hybr1
SH-Hybr5
SH-Hybr6
S-Hybr1
S-Hybr3
S-Hybr4
S-Hybr2
SH-Pat5
SH-Pat6
SH-Pat4
SH-Pat3
SH-Pat2
SH-Pat1
S-Pat5
S-Pat6
S-Pat3
S-Pat1
S-Pat4
S-Pat2
a
S-Asch2
S-Asch1
S-Sal4
S-Sal3
S-Sal2
S-Sal1
S-Sal2, S-Sal3, S-Sal4
S-Sal1
S-Asch2
S-Asch1
S-Pat3
S-Pat4
S-Pat5
S-Pat2
S-Pat6
S-Pat1
S-AR1
S-AR2
S-AR3
S-AR6
S-AR5
S-AR4
S-Hybr1
S-Hybr2
S-Hybr3
S-Hybr4
S-Hybr5
S-Hybr6
SH-Hybr1
SH-Hybr2
SH-Hybr3
SH-Hybr4
SH-Hybr5
SH-Hybr6
SH-AV1
SH-AV2
SH-AV4
SH-AV3
SH-Pat1
SH-Pat2
SH-Pat3
SH-Pat4
SH-Pat5
SH-Pat6
SH-AR1
SH-AR2
SH-AR3
SH-AR4
SH-AR6
SH-AR5
б

борки SH-2004 и для 127 образцов 8 видов, представляющих объединенную выборку S + SH-2004. Использовали признаки 1—21, 23—26.

При анализе выборки S-2004 было отобрано 20 признаков, вносящих максимальный вклад в разделение шести групп. Доля верно отнесенных образцов составила 91.78 %. В осях 1 и 2 канонических переменных (рис. 2, *а*) образцы образуют два неперекрывающихся ортогональных подоблака, что говорит о различии в корреляции признаков в их пределах. В первом подоблаке краевое положение занимает дискретная группа образцов *P. salsugineum,* к которой близка столь же дискретная группа образцов *P. aschersonianum.* Во втором подоблаке краевые положения занимают смесь образцов *P. aviculare* / ×*P. arenastrum* и *P. patulum,* образцы *P. samarense* расположены между, отчасти перекрываясь с ними. Для оси 1 наибольшие стандартизованные коэффициенты имеют ширина плода (1.69), длина раструбов в верхней части побегов (1.95), длина зубцов раструба (–2.39) и степень расчленения верхних раструбов (2.11), для оси 2 — длина околоцветника (–2.70), длина долей околоцветника (2.66) и индекс расчленения околоцветника (–3.70).

При анализе выборки SH-2004 было отобрано 8 признаков, вносящих максимальный вклад в разделение 5 групп. Доля верно отнесенных образцов составила 94.44 %. В осях 1 и 2 канонических переменных (рис. 2, *б*) в общем облаке можно выделить 3 равноудаленных подоблака: *P. patulum*, ×*P. arenastrum* и *P. aviculare.* Гибриды *P. arenastrum* × *P. patulum* и *P. aviculare* × *P. patulum* расположены между *P. patulum* и соответственно ×*P. arenastrum* и *P. aviculare.* Для оси 1 наибольшие стандартизованные коэффициенты имеют ширина листа (0.70), ширина брактей (0.56) и длина междоузлий в верхней части побегов (–0.58), для оси 2 — ширина брактей (0.68), длина зубцов раструба (0.83), число жилок на раструбе (–0.83) и длина долей раструба (–0.62).

При анализе объединенной выборки S + SH-2004 отобрано 18 признаков, дающих наибольший вклад в разделение 8 групп. Доля верно отнесенных образцов составляет 83.46 %. В осях 1 и 2 канонических переменных можно выделить два ортогональных подоблака (рис. 2, *в*). В первом краевые положения занимают *P. salsugineum* и смесь образцов *P. patulum* + *P. samarense,* образцы *P. aschersonianum* расположены между и отчасти с ними перекрываются. Во втором подоблаке краевые положения занимают ×*P. arenastrum* с *P. aviculare*, с одной стороны, и *P. patulum* — с другой, образцы *P. samarense* и гибриды *P. arenastrum* × *P. patulum* и *P. aviculare* × *P. patulum* заполняют промежуток, причем образцы *P. samarense* вплотную примыкают и отчасти перекрываются с подоблаком *P. patulum.* Для оси 1 наибольшие стандартизованные коэффициенты имеют индекс плода (0.65), длина верхних раструбов (–0.42) и индекс их расчленения (–0.46), для оси 2 — ширина листа (–0.57), длина раструбов в основании побега (0.46) и длина зубцов верхних раструбов (–1.42).

Таким образом, разные варианты анализа показали для *P. aschersonianum* промежуточное положение между *P. salsugineum* и *P. patulum*, а для *P. samarense,* как

---

Рис. 3. Дендрограммы, построенные методами NJ (*а*) и SD (*б*) по признакам присутствия / отсутствия ампликонов одинакового размера в RAPD- и ISSR-спектрах 46 геномов *Polygonum salsugineum*, *P. aschersonianum*, *P. patulum*, × *P. arenastrum*, *P. aviculare* и гибридов в популяции близ ж.-д. станции Красноармейская (выборка S + SH-2004).

Указаны значения бутстрепа, превышающие 25 %. (*а*). Масштабная линейка показывает генетическое расстояние. S и SH — выборки, цифры — номера образцов. Sal — *P. salsugineum*, Asch — *P. aschersonianum*, Pat — *P. patulum*, AR — × *P. arenastrum*, AV — *P. aviculare*. S-Hybr — гибриды, определенные как *P. samarense*, SH-Hybr — гибриды *P. arenastrum* × *P. patulum*, *P. aviculare* × *P. patulum*.

и для гибридов *P. arenastrum* × *P. patulum*, *P. aviculare* × *P. patulum*, — положение между *P. patulum* и ×*P. arenastrum* / *P. aviculare*.

**RAPD- и ISSR-маркирование.** У 46 образцов восьми видов и гибридов объединенной выборки S + SH-2004 (табл. 2) проанализировано 144 RAPD и 51 ISSR ампликонов. Спектры всех образцов различались. Фрагменты длиной 1150, 480, 450 пн (праймер OPA-08), 650, 460, 240 пн (OPF-14), 600 пн (OPA-16), 500, 520 пн (UBC-881) присутствовали в спектрах всех видов. Бо́льшую часть спектров составляли фрагменты, которые присутствовали лишь у части образцов. Были найдены ампликоны, общие для нескольких видов: для *P. patulum* и *P. salsugineum* (420 пн — OPF-20; 420 пн — OPA-08), для *P. aviculare* и ×*P. arenastrum* (780 пн — OPA-08; 820, 800 пн — UBC-881; 800 пн — UBC-868).

Гораздо бо́льшую ценность представляют специфичные фрагменты, найденные в спектрах образцов одного вида. Только у *P. salsugineum* обнаружены фрагменты длиной 450, 600 пн (UBC-868), 450, 500, 1200 пн (OPF-20), 400 пн (UBC-881). Только у *P. patulum* обнаружены фрагменты длиной 500 пн (UBC-881). Только у ×*P. arenastrum* найдены фрагменты длиной 1500 пн (OPF-20), 730 пн (OPA-08).

В спектрах отдельных образцов гибридов *P. arenastrum* × *P. patulum*, *P. aviculare* × *P. patulum* присутствуют ампликоны, характерные только для ×*P. arenastrum* и *P. aviculare* (780 пн — OPA-08), а также только для *P. patulum* (1100, 550 пн — OPF-16; 610 пн — OPA-08; 650, 540 пн — UBC-840). Спектры образцов, определенных как *P. samarense*, полностью состоят из ампликонов ×*P. arenastrum*, *P. aviculare* и *P. patulum*. При этом в спектрах гибридов и *P. samarense* не найдено фрагментов, специфичных для *P. salsugineum*.

В спектрах образцов *P. aschersonianum* найдено множество ампликонов, специфичных для *P. salsugineum*: 2000, 1050, 580 пн (OPF-14); 1100 пн (OPA-16); 400 пн (UBC-881); 1200, 500, 450 пн (OPF-20) и другие. Кроме того, в спектрах *P. aschersonianum* присутствуют ампликоны, специфичные для *P. patulum*: 1200 пн (UBC-881); 400 пн (UBC-868).

По бинарным матрицам присутствия / отсутствия фрагментов 46 образцов объединенной выборки S + SH-2004 построены дендрограммы (рис. 3, *а*, *б*). На NJ-дереве со 100%-й бутстреп-поддержкой выделяются 3 группы, соответствующие: 1) *P. salsugineum*; 2) *P. aschersonianum*; 3) прочим видам и гибридам. Кластер из двух образцов *P. aschersonianum* расположен между кластерами 1 и 3. В последнем базальное положение занимает *P. patulum*, а проксимальное — ×*P. arenastrum* и *P. aviculare*, гибриды же, включая S-Hybr, соответствующие *P. samarense*, располагаются между ними. При этом в пределах видов и гибридов образцы группируются по локалитетам S и SH. Среди гибридов выборки SH-2004 два образца (SH-Hybr-3 и SH-Hybr-6) группируются отдельно от остальных гибридов, причленяясь к кластеру *P. aviculare*, который может быть их родителем. Этот вывод подтверждается большой схожестью, а при использовании некоторых праймеров — и идентичностью спектров образцов данных гибридов и *P. aviculare*.

Гибриды выборки S-2004, соответствующие *P. samarense*, на NJ-дереве группируются вместе с 4 гибридами выборки SH-2004. В связи с большим сходством спектров *P. aviculare* и ×*P. arenastrum* трудно достоверно определить, какой из этих видов участвовал в формировании гибридов. Против участия ×*P. arenastrum* свидетельствует отсутствие у данных гибридов видоспецифичных ампликонов от ×*P. arenastrum* и наличие ампликонов, характерных для *P. aviculare* и *P. patulum*, однако полностью исключить участие ×*P. arenastrum* в образовании гибридов нельзя.

На SD-графе (рис. 3, *б*) образцы *P. salsugineum* занимают краевое положение, образцы *P. aschersonianum* располагаются между *P. salsugineum* и *P. patulum* из выборки S-2004. Остальные виды и гибриды формируют общий плохо разрешаемый куст, в котором группируются по локалитетам. Гибриды выборки SH-2004 тяготеют к *P. aviculare,* гибриды выборки S-2004 (*P. samarense*) группируются с ×*P. arenastrum.*

Определены генетические расстояния между образцами. Максимальное внутривидовое разнообразие отмечено для *P. patulum* (0.06—0.38). Уровень различий между образцами ×*P. arenastrum* составлял 0.05—0.25, у *P. aviculare* — 0.11—0.18, у *P. salsugineum* — 0.01—0.03, у гибридов *P. arenastrum* × *P. patulum* — 0.10—0.29.

Итак, результаты RAPD- и ISSR-маркирования показали хорошую обособленность *P. salsugineum* и *P. aschersonianum* друг от друга, а также от образцов *P. patulum, P. aviculare,* ×*P. arenastrum* и гибридов трех последних видов. Промежуточное положение *P. aschersonianum* между *P. salsugineum* и *P. patulum* говорит об участии указанных видов в его образовании.

## Результаты исследований смешанной популяции близ ж.-д. станции Судоверфь, 2006 г.

В популяции с остепненных холмов против ж.-д. станции Судоверфь (выборка VS-2006) были изучены следующие виды и гибриды: *P. salsugineum* Bieb., *P. aschersonianum, P. patulum* Bieb., ×*P. arenastrum, P. arenastrum* × *P. patulum.* Мы различали два варианта *P. aschersonianum* — узколистный (Asch-a) и широколистный (Asch). У первого листовые пластинки узкие, свернуты в трубку, всегда желтые околоцветники, и он морфологически ближе к *P. salsugineum.* У второго варианта листовые пластинки более широкие и плоские, околоцветники имеют светло-желтую или бело-розовую окраску, и он ближе к *P. patulum.* Всего было исследовано 6 групп, представленных 100 образцами. В связи с тем, что у *P. salsugineum* и многих образцов *P. aschersonianum* в начале августа еще не было цветения, сопоставление вели только по вегетативным признакам 1—18 (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Средние значения признаков, их ошибки и пределы варьирования признаков в выборках *Polygonum salsugineum, P. aschersonianum* (узколистный и широколистный вариант), *P. patulum,* ×*P. arenastrum, P. patulum* × *P. arenastrum* из нарушенного местообитания на холмах при подъеме от ж.-д. станции Судоверфь (VS-2006)

| № | Признаки | *P. salsugineum* (28) | *P. aschersonianum* узколистный (16) | *P. aschersonianum* широколистный (11) |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Высота главного побега, см | 31.53 ± 1.71<br>17.0—43.0 | 16.50 ± 2.26<br>10.0—26.5 | 20.32 ± 2.73<br>10.0—31.0 |
| 2 | Длина бокового побега, см | 31.07 ± 2.11<br>13.5—45.0 | 20.16 ± 2.79<br>12.0—36.0 | 24.36 ± 3.36<br>11.0—31.0 |
| 3 | Диаметр побега в основании, мм | 1.02 ± 0.23<br>0.7—1.4 | 0.69 ± 0.31<br>0.5—0.9 | 1.04 ± 0.37<br>0.7—1.3 |
| 4 | То же вверху, мм | 0.38 ± 0.03<br>0.3—0.5 | 0.39 ± 0.04<br>0.3—0.5 | 0.53 ± 0.04<br>0.3—1.2 |
| 5 | Длина нижних раструбов, мм | 6.30 ± 0.24<br>4.5—10.0 | 5.30 ± 0.32<br>4.5—6.0 | 5.59 ± 0.38<br>4.0—7.5 |
| 6 | Длина верхних раструбов, мм | 4.82 ± 0.27<br>2.5—7.0 | 4.51 ± 0.36<br>3.0—6.6 | 4.41 ± 0.43<br>3.0—6.5 |

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

| № | Признаки | *P. salsugineum* (28) | *P. aschersonianum* узколистный (16) | *P. aschersonianum* широколистный (11) |
|---|---|---|---|---|
| 7 | Длина зубцов раструба, мм | 1.96 ± 0.21<br>1.0—3.5 | 1.72 ± 0.27<br>1.0—2.5 | 2.00 ± 0.33<br>1.0—4.0 |
| 8 | Длина зубцов/длина раструба | 0.41 ± 0.02<br>0.33—0.58 | 0.37 ± 0.03<br>0.22—0.45 | 0.43 ± 0.04<br>0.25—0.63 |
| 9 | Число жилок раструба | 17.82 ± 0.63<br>11—22 | 14.56 ± 0.84<br>10.0—21.0 | 12.45 ± 1.01<br>9.0—15.0 |
| 10 | Длина листа, мм | 22.78 ± 0.95<br>11.8—35.0 | 16.66 ± 1.25<br>10.0—24.0 | 16.86 ± 1.51<br>12.0—30.0 |
| 11 | Ширина листа, мм | 0.66 ± 0.10<br>0.3—1.3 | 0.78 ± 0.13<br>0.4—1.3 | 1.21 ± 0.16<br>1.0—1.7 |
| 12 | Индекс листа | 39.66 ± 2.11<br>22.2—110 | 21.47 ± 2.79<br>17.5—26.7 | 14.58 ± 3.36<br>7.5—18.0 |
| 13 | Длина брактей, мм | 8.78 ± 0.56<br>2.5—16.0 | 7.04 ± 0.74<br>2.0—11.0 | 6.38 ± 0.88<br>3.5—9.8 |
| 14 | Ширина брактей, мм | 0.31 ± 0.07<br>0.2—0.8 | 0.42 ± 0.10<br>0.3—0.6 | 0.38 ± 0.12<br>0.2—0.7 |
| 15 | Индекс брактей | 30.16 ± 1.57<br>7.5—80.0 | 16.66 ± 2.08<br>5.0—25.0 | 17.70 ± 2.51<br>8.8—27.0 |
| 16 | Длина нижних междоузлий, мм | 18.54 ± 1.01<br>12.0—30.0 | 15.28 ± 1.33<br>11.0—19.0 | 18.27 ± 1.61<br>11.0—25.0 |
| 17 | Длина верхних междоузлий, мм | 15.21 ± 0.76<br>10.0—27.0 | 9.44 ± 1.00<br>4.0—14.0 | 10.91 ± 1.21<br>6.0—20.0 |
| 18 | Индекс сокращения длины междоузлий | 1.33 ± 0.19<br>0.7—2.75 | 1.79 ± 0.25<br>1.0—2.75 | 1.79 ± 0.30<br>0.8—2.7 |

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

| № | Признаки | *P. patulum* (6) | *P. arenastrum* × *P. patulum* (22) | ×*P. arenastrum* (17) |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Высота главного побега, см | 44.75 ± 3.69<br>39.0—65.5 | 20.67 ± 1.97<br>7.0—66.0 | 21.47 ± 2.14<br>9.0—40.0 |
| 2 | Длина бокового побега, см | 28.41 ± 4.55<br>10.0—53.5 | 26.00 ± 2.43<br>10.5—66.0 | 26.64 ± 2.60<br>10.0—40.0 |
| 3 | Диаметр побега в основании, мм | 1.52 ± 0.50<br>1.2—2.5 | 1.63 ± 0.27<br>0.7—1.7 | 1.36 ± 0.30<br>0.8—1.8 |
| 4 | То же вверху, мм | 0.48 ± 0.06<br>0.3—0.7 | 0.55 ± 0.03<br>0.4—0.8 | 0.88 ± 0.03<br>0.5—0.8 |
| 5 | Длина нижних раструбов, мм | 9.92 ± 0.52<br>7.5—12.0 | 7.27 ± 0.28<br>4.0—11.0 | 6.65 ± 0.30<br>4.0—8.0 |
| 6 | Длина верхних раструбов, мм | 3.83 ± 0.59<br>3.0—5.0 | 5.83 ± 0.31<br>4.0—9.0 | 6.87 ± 0.34<br>3.5—9.0 |
| 7 | Длина зубцов раструба, мм | 2.42 ± 0.45<br>2.0—2.5 | 3.13 ± 0.24<br>1.5—5.5 | 4.79 ± 0.26<br>1.8—7.5 |
| 8 | Длина зубцов/длина раструба | 0.64 ± 0.05<br>0.5—0.8 | 0.53 ± 0.03<br>0.33—0.7 | 0.70 ± 0.03<br>0.51—0.86 |
| 9 | Число жилок раструба | 7.00 ± 1.37<br>5.0—9.0 | 9.19 ± 0.73<br>5.0—17.0 | 9.72 ± 0.79<br>5.0—17.0 |
| 10 | Длина листа, мм | 22.33 ± 2.04<br>13.0—28.0 | 17.93 ± 1.09<br>12.0—27.0 | 16.77 ± 1.18<br>10.0—20.0 |

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

| № | Признаки | *P. patulum* (6) | *P. arenastrum* × *P. patulum* (22) | ×*P. arenastrum* (17) |
|---|---|---|---|---|
| 11 | Ширина листа, мм | 1.70 ± 0.22<br>1.3—2.0 | 2.17 ± 0.12<br>1.3—3.3 | 3.92 ± 0.13<br>2.3—5.5 |
| 12 | Индекс листа | 13.15 ± 4.55<br>10.0—16.4 | 8.38 ± 2.43<br>6.0—12.8 | 4.44 ± 2.62<br>2.78—6.8 |
| 13 | Длина брактей, мм | 3.07 ± 1.20<br>1.0—4.6 | 6.43 ± 0.64<br>1.5—2.5 | 8.42 ± 0.69<br>4.5—13.5 |
| 14 | Ширина брактей, мм | 0.32 ± 0.16<br>0.2—0.5 | 0.79 ± 0.09<br>0.3—1.5 | 1.89 ± 0.10<br>0.6—3.4 |
| 15 | Индекс брактей | 9.61 ± 3.40<br>5.0—15.0 | 8.50 ± 1.81<br>3.8—14.0 | 5.08 ± 1.96<br>3.0—9.4 |
| 16 | Длина нижних междоузлий, мм | 27.22 ± 2.17<br>18.0—40.0 | 20.43 ± 1.16<br>11.0—37.0 | 15.28 ± 1.25<br>11.0—26.0 |
| 17 | Длина верхних междоузлий, мм | 7.00 ± 1.63<br>3.0—10.0 | 9.19 ± 0.87<br>4.0—24.0 | 8.20 ± 0.94<br>4.0—13.0 |
| 18 | Индекс сокращения длины междоузлий | 4.45 ± 0.41<br>2.5—7.4 | 2.56 ± 0.22<br>0.8—5.25 | 2.16 ± 0.24<br>1.0—2.3 |

Примечание. Рядом с названиями видов приведено число растений в выборке.

**Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA).** Больше всего достоверных морфологических отличий нашлось у *P. salsugineum* с ×*P. arenastrum* (13 признаков). Это высота главного побега и диаметр его вверху, длина раструбов наверху, индекс расчленения раструбов и длина их зубцов, число жилок на раструбе, длина, ширина и индекс листа, ширина и индекс брактей, длина нижних междоузлий, индекс сокращения длины междоузлий. Меньше отличий у *P. salsugineum* с гибридами *P. arenastrum* × *P. patulum* (6 признаков).

*P. patulum* значимо отличается от *P. salsugineum* по 9 признакам: длине нижних раструбов, индексу расчленения раструбов, числу жилок на раструбе, ширине и индексу листа, длине и индексу брактей, длине верхних междоузлий и индексу сокращения длины междоузлий. *P. patulum* значимо отличается от ×*P. arenastrum* по 10 признакам: высоте главного побега, диаметру его вверху, длине нижних и верхних раструбов, ширине и индексу листа, длине и ширине брактей, длине нижних междоузлий, индексу сокращения длины междоузлий.

Узколистный и широколистный варианты *P. aschersonianum* не имели достоверных различий. *P. salsugineum* значимо отличался от узколистного *P. aschersonianum* по высоте главного побега, длине листа, индексу листа и брактей, длине верхних междоузлий, а от широколистного — по числу жилок на раструбе, индексу листа и брактей. Оба варианта *P. aschersonianum* значимо отличались от *P. patulum* по 6 и 8 признакам: высоте, длине раструба, индексу расчленения раструба, числу жилок на раструбе, ширине листа, длине нижних междоузлий, длине верхних междоузлий, индексу сокращения длины междоузлий. *P. aschersonianum* значимо отличался от ×*P. arenastrum* по 7 признакам, от *P. arenastrum* × *P. patulum* — по 8.

Гибриды *P. arenastrum* × *P. patulum* достоверно отличались от *P. patulum* по 5 признакам: высоте главного побега, длине нижних раструбов, длине зубцов раструбов, длине верхних раструбов, индексу сокращения длины междоузлий, а от ×*P. arenastrum* — по 6 признакам: диаметру верхней части побегов, длине зубцов раструба, индексу расчленения раструба, ширине и индексу листа, ширине брактей.

Таким образом, оба варианта *P. aschersonianum* имеют наименьшее число отличий от *P. salsugineum* и *P. patulum*, а гибриды *P. arenastrum* × *P. patulum* — от ×*P. arenastrum* и *P. patulum*.

**Пошаговый дискриминантный и канонический анализ** с использованием 1—18 признаков для 6 групп видов и гибридов выборки VS-2006 отобрал 16 признаков, вносящих максимальный вклад в разделение групп. Доля верно отнесенных образцов составила 87 %. В осях 1 и 2 канонических переменных (рис. 4) образцы формируют два почти ортогональных подоблака. В первом краевые положения занимают группы образцов ×*P. arenastrum* и *P. patulum*, между ними расположились гибриды, отчасти налегающие на группу *P. patulum*. Во втором подоблаке краевое положение занимают *P. salsugineum* и *P. patulum*, к первому из них примыкают оба варианта *P. aschersonianum*, несколько смещенные друг относительно друга вдоль оси 1. Для оси 1 наибольшие стандартизованные коэффициенты имеют ширина листа (–0.73), число жилок раструба (+0.48) и длина раструбов в основании побегов (–0.42), для оси 2 — ширина листа (–0.60), индекс листа (–0.86), длина зубцов раструба (–0.72).

**RAPD- и ISSR-маркирование.** У 46 образцов тех же видов и гибридов проанализировано 209 RAPD- и ISSR-ампликонов. Спектры всех образцов различались. Фрагменты длиной 920, 890, 800, 550, 500 пн (праймер М-13); 600, 500 пн (М-10); 1031, 650, 380, 360 пн (М-7); 2000, 800, 750 пн (OPF-14); 850, 500 пн (OPF-08); 1100, 900, 720, 500 пн (UBC-881) присутствовали в спектрах всех видов и характеризовали группу исследуемых таксонов в целом. Нашлись ампликоны, общие для всех видов и гибридов, за исключением *P. salsugineum:* 950 пн (праймер М-10); 400 пн (OPF-14); 1300, 600 пн (UBC-881); 1500, 800, 300 пн (UBC-868); 1500 пн (UBC-840); 580, 550 пн (М-7). Нашлись ампликоны, общие для *P. patu-*

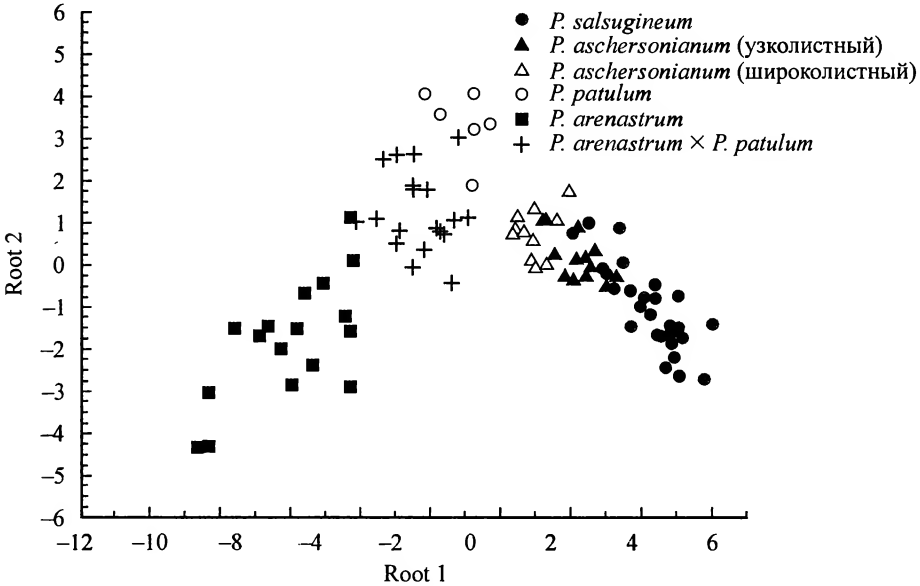


Рис. 4. Результаты пошагового дискриминантного и канонического анализа 100 образцов *Polygonum salsugineum*, *P. aschersonianum* (узколистный и широколистный варианты), *P. patulum*, × *P. arenastrum* и их гибридов в популяции близ ж.-д. станции Судоверфь (выборка VS-2006) по 18 признакам — двумерная диаграмма разброса в осях первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) канонических переменных.

*lum, P. salsugineum* и *P. aschersonianum*: 1031 пн (M-13); 1500 пн (OPF-14); 480 пн (OPF-08).

Были выявлены фрагменты, присутствующие в спектрах образцов только одного вида. Для *P. salsugineum* это фрагменты длиной 600, 350 пн (UBC-868); 600 пн (OPF-08); 400 пн (UBC-881); 800 пн (M-13). Для ×*P. arenastrum* это фрагменты длиной 660 пн (UBC-868); 1200 пн (OPF-08); 850 пн (UBC-881); 300 пн (M-13); 1031 пн (UBC-840). Для *P. patulum* это фрагменты длиной 1200 пн (M-13); 280 пн (M-10).

В спектрах гибридов присутствовали те или иные ампликоны, характерные для ×*P. arenastrum* — 270 пн (праймер M-13); 1031, 560, 500 пн (M-12); 1100, 850 пн (M-10); 700, 650, 280 пн (OPF-08); 1700 пн (M-7) или для *P. patulum* — 700 пн (M-12); 490 пн (M-10); 700 пн (UBC-840); 450, 210 (M7). Кроме того, у гибридов отмечено большое число фрагментов, общих для ×*P. arenastrum* и *P. patulum*: 1031 пн (UBC-868); 900, 380, 240 пн (M-12); 1700 пн (OPA-14); 400 пн (M-13); 320 пн (M-7). Эти данные убедительно свидетельствуют об участии *P. patulum* и ×*P. arenastrum* в образовании гибридов. При этом в спектрах гибридов отсутствуют специфичные ампликоны *P. salsugineum*.

Для всех образцов *P. aschersonianum* характерно наличие более десятка ампликонов размером от 280 до 800 пн, специфичных для *P. salsugineum*: 420, 300 пн (M-13); 410 пн (M-12); 400, 320 пн (M-10); 450 пн (UBC-868); 890, 600 пн (UBC-840); 800, 280 (M-7). Фрагменты длиной 2000 пн (UBC-868); 380 пн (UBC-855); 700 пн (UBC-881); 610 пн (M-12) отмечены только для широколистного варианта *P. aschersonianum* (VS-Ash — 1—8) и для *P. salsugineum*. В спектрах образцов *P. aschersonianum* есть также ампликоны, характерные для *P. patulum*: 720 пн (M-13); 800 пн (OPF-08). Ампликоны, специфичные для ×*P. arenastrum,* не отмечены.

По бинарным матрицам присутствия / отсутствия фрагментов у 46 образцов были построены дендрограммы методами NJ и split decomposition (рис. 5 *а, б*). На NJ-дереве (рис. 5, *а*) со 100%-й бутстреп-поддержкой четко выделяются 3 кластера: 1) базальный субкластер *P. salsugineum*, наиболее удаленный от прочих; 2) срединный кластер, включающий два субкластера-варианта *P. aschersonianum*; 3) кластер из образцов *P. patulum,* ×*P. arenastrum* и их гибридов, занимающих промежуточное положение между ×*P. arenastrum* и *P. patulum*.

На SD-графе (рис. 5, *б*) образцы разбиты на три компактные группы: 1) *P. salsugineum*; 2) два варианта *P. aschersonianum*; 3) ×*P. arenastrum, P. patulum* и их гибриды. Оба варианта *P. aschersonianum* очень близки и равноудалены от *P. salsugineum*, с одной стороны, и от *P. patulum,* ×*P. arenastrum* и их гибридов — с другой. Образцы гибридов *P. arenastrum* × *P. patulum* расположены между родительскими видами и равноудалены от обоих. Наиболее гетерогенны группы *P. patulum* и гибридов, что проявляется в разнообразии длины ветвей образцов. Более компактны группы *P. salsugineum*, ×*P. arenastrum* и *P. aschersonianum*.

Определены генетические расстояния между образцами. Максимальное внутривидовое разнообразие отмечено для *P. patulum* (0.09—0.28), что обусловлено отдаленностью образца VS—Pat-6. Уровень различий между образцами ×*P. arenastrum* составлял 0.06—0.10, у *P. salsugineum* — 0.04—0.17, у *P. aschersonianum* — 0.17—0.29 (узколистный вариант) и 0.04—0.17 (широколистный вариант), у гибридов — 0.05—0.21. Уровень генетического разнообразия у *P. aschersonianum* и у гибридов *P. arenastrum* × *P. patulum* одинаково высок.

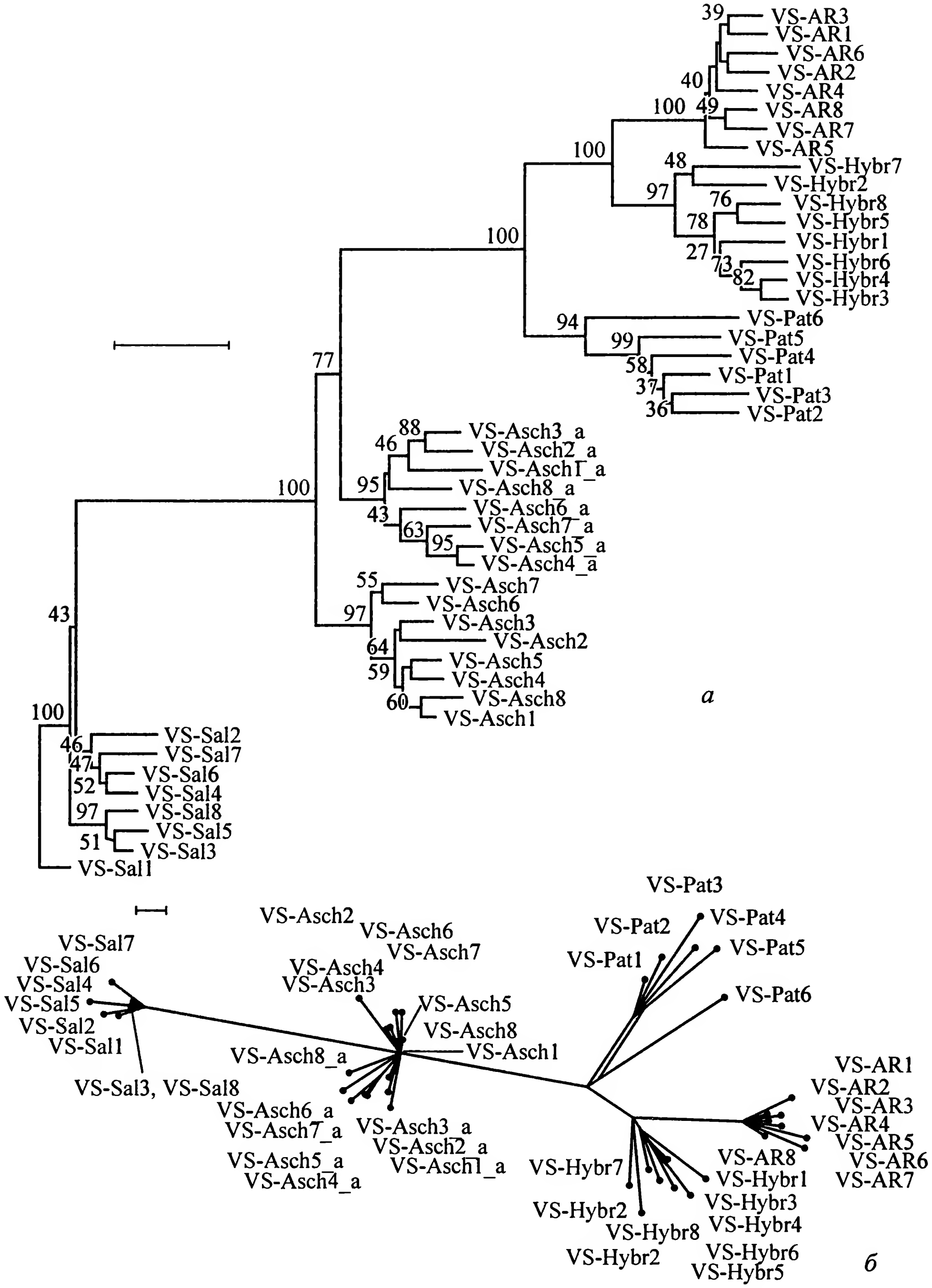


Рис. 5. Дендрограммы, построенные методами NJ (*а*) и SD (*б*) по признакам присутствия / отсутствия ампликонов одинакового размера в RAPD- и ISSR-спектрах 46 геномов *Polygonum salsugineum*, *P. aschersonianum* (узколистный и широколистный варианты), *P. patulum*, × *P. arenastrum* и их гибридов в популяции близ ж.-д. станции Судоверфь (выборка VS-2006).

Обозначения те же, что на рис. 3 *а* и *б*.

## Фертильность пыльцы и хромосомные числа

Подсчет доли фертильной пыльцы у видов и гибридов не показал различий, указывающих на существенные нарушения в мейозе у гибридов по сравнению с родителями. У *P. salsugineum* доля фертильной пыльцы составляла 83.9 %, у *P. aschersonianum* — 80.9—98.2, у *P. patulum* — 88.83—96.68, у *P. samarense* — 94.0, у *P. arenastrum* × *P. patulum* — 20.2—97.1, у *P. aviculare* — 96.8, у ×*P. arenastrum* — 88.0—80.98 %.

Данные о хромосомных числах изученных видов весьма фрагментарны. Известно, что *P. salsugineum* имеет 2n = 40, а *P. patulum* — 20 (Хромосомные.., 1969; Юрцева, 2002). Для *P. aschersonianum* прорастить семена не удалось, хромосомные числа неизвестны. Гибриды *P. aviculare* × *P. patulum*, *P. aviculare* и ×*P. arenastrum* имеют 2n = 20, 40, 60 (Юрцева, 2002).

## Обсуждение результатов и выводы

В отличие от случаев внутривидового полиморфизма и свободного скрещивания форм в пределах вида межвидовая гибридизация характеризуется скрещиванием морфологически и экологически дискретных родителей. Гибриды имеют либо промежуточные признаки, либо комбинацию признаков родителей. Если при этом они достаточно морфологически дискретны, репродуктивно изолированы от родителей и занимают в природе особую экологическую нишу, в которой возобновляются самостоятельно, им можно придать статус видов гибридогенного происхождения.

В нашем случае морфологическая и экологическая дискретность *P. salsugineum*, *P. patulum* и *P. aviculare* с ×*P. arenastrum* не вызывают сомнений. Первый вид растет на гипсоносных глинах и засолениях и цветет в сентябре, на месяц позднее двух других, цветущих в июле—августе. *P. patulum* растет в разреженной степи, *P. aviculare* и ×*P. arenastrum* — на нарушенных человеком местообитаниях. Из всех исследованных видов *P. salsugineum*, *P. patulum* и *P. aviculare* с ×*P. arenastrum* обладают наибольшим числом морфологических отличий, среди которых — окраска и степень расчленения околоцветника, окраска, форма и характер поверхности плода, размеры и форма листьев и брактей, особенности раструбов (табл. 4—6). По результатам дискриминантного анализа морфологических признаков, наличию специфичных RAPD- и ISSR-ампликонов *P. salsugineum* и *P. patulum* являются дискретными, хорошо очерченными видами.

Близкие виды *P. arenastrum* и *P. aviculare* также достаточно хорошо различаются по строению плодов, цветков и ряду других признаков (Юрцева, Крамина, 2004). ×*P. arenastrum* объединяет в себе морфологические признаки и специфичные RAPD-маркеры от *P. aviculare* и *P. calcatum* (Юрцева и др., 2006), хромосомные числа видов (Хромосомные.., 1969; Юрцева, 2002) согласуются с гипотезой о гибридогенной природе ×*P. arenastrum*. Несмотря на то что образцы ×*P. arenastrum* и *P. aviculare* из Сарепты морфологически очень близки и имеют ряд общих RAPD- и ISSR-маркеров, у ×*P. arenastrum* обнаружены дополнительные RAPD- и ISSR-маркеры, которых нет у *P. aviculare*. Поскольку ×*P. arenastrum* способен к самостоятельному семенному возобновлению, широко распространен и занимает в природе особую нишу (обочины грунтовых дорог, вытаптываемые песчаные площадки), мы считаем его аллополиплоидом политопного происхождения, заслуживающим видового статуса.

По результатам исследований популяций из Сарепты подтверждена гибридизация *P. patulum* с ×*P. arenastrum* и с *P. aviculare* на морфологическом и молекулярном уровне. Родительские виды достоверно отличаются по средним значениям 6—9 морфологических признаков, гибриды имеют меньшее число отличий от родителей, по средним значениям одних признаков они близки к одному из родителей, по другим — занимают промежуточное положение. По результатам дискриминантного анализа морфологических признаков гибриды неизменно занимают промежуточное положение между *P. patulum* и *P. aviculare*, *P. patulum* и ×*P. arenastrum*. По результатам ISSR- и RAPD-анализа гибриды имеют комбинацию специфичных ампликонов от *P. patulum* и *P. aviculare* / ×*P. arenastrum*. В популяции близ ж.-д. станции Красноармейская (выборка SH-2004) росли как *P. aviculare,* так и *P. arenastrum,* но у гибридов, помимо *P. patulum*, имелись специфичные ампликоны только от *P. aviculare*. В популяции близ ж.-д. станции Судоверфь (выборка VS-2006) гибриды имели ампликоны от растущих здесь *P. patulum* и ×*P. arenastrum*, *P. aviculare* там практически отсутствовал. В NJ- и SD-деревьях гибриды образуют особые кластеры, занимающие промежуточное положение относительно родителей во всех вариантах статистической обработки. Аналогичное исследование популяции с северной окраины г. Волгограда показало гибридизацию ×*P. arenastrum* с *P. patulum* (Юрцева и др., 2007). Очевидно, что *P. patulum* способен гибридизировать как с ×*P. arenastrum*, так и с *P. aviculare*.

Определенные нами как *P. samarense* гибриды выборки S-2004 по большинству отдельных морфологических признаков ближе всего к *P. patulum* и ×*P. arenastrum* / *P. aviculare*, а по результатам дискриминантного анализа *P. samarense* занимает положение среди образцов *P. patulum* и отчасти — среди гибридов *P. patulum* с ×*P. arenastrum* / *P. aviculare*. ISSR- и RAPD-спектры *P. samarense* не содержали ампликонов, характерных для *P. salsugineum*, но объединяли ампликоны, специфичные для *P. patulum* и *P. aviculare*. На NJ- и SD-деревьях (рис. 3, *а, б*) кластер гибридов из выборки S-2004 (*P. samarense*) занимает положение среди прочих гибридов между *P. patulum* и *P. aviculare* / ×*P. arenastrum*.

Показано гибридогенное происхождение *P. aschersonianum*. По отдельно взятым морфологическим признакам *P. aschersonianum* наиболее близок, с одной стороны, к *P. salsugineum,* с другой — к *P. patulum* и *P. samarense*. По результатам дискриминантного анализа *P. aschersonianum* занимает положение между *P. salsugineum* и *P. patulum*. В составе ISSR- и RAPD-спектров *P. aschersonianum* из двух пунктов нет собственных специфичных ампликонов, зато объединены специфичные ампликоны от *P. salsugineum* и *P. patulum*, а на NJ- и SD-деревьях *P. aschersonianum* занимает промежуточное положение между ними.

Среди исследованных нами образцов *P. aschersonianum* в популяции близ ж.-д. станции Судоверфь обнаружены по крайней мере два морфологических и генетических его варианта. Узколистный вариант с всегда желтыми околоцветниками и белыми гиалиновыми раструбами имеет однако больше достоверных отличий от *P. salsugineum* и мало ампликонов от последнего. У широколистного варианта иногда бывают розовато-белые околоцветники, но меньше достоверных отличий от *P. salsugineum* и больше ампликонов от последнего. На дендрограммах образцы *P. aschersonianum* образуют два кластера, соответствующие этим вариантам. Видимо, это разные гибридные линии одних и тех же родителей.

Полученные результаты говорят о том, что в образовании *P. aschersonianum* приняли участие *P. salsugineum* и *P. patulum,* а в образовании *P. samarense* H. Gross — *P. patulum* и *P. aviculare* / ×*P. arenastrum*.

Видовая самостоятельность *P. aschersonianum* и *P. samarense*, равно как и гибридов *P. arenastrum* × *P. patulum* и *P. aviculare* × *P. patulum,* определяется возможностью к самостоятельному существованию в особой природной нише и к самостоятельному половому воспроизведению. Наблюдая в течение 2002—2006 гг. исследованные виды на остепненных холмах близ г. Красноармейска и в других районах г. Волгограда, мы из года в год на одних и тех же местах наблюдали чистые и густые заросли *P. salsugineum.* Растения *P. aviculare,* ×*P. arenastrum* ежегодно встречались на грунтовой дороге, *P. patulum* — в степи, хотя и не на одном и том же месте. Растения *P. aschersonianum* мы находили в гораздо меньшем количестве и каждый год на новом месте, но всегда в непосредственной близости от зарослей *P. salsugineum,* и цвели они несколько раньше, в конце срока цветения *P. patulum* и *P. arenastrum.* По-видимому, *P. aschersonianum* — ежегодно возникающий гибрид, достаточно морфологически дискретный и узнаваемый по белым гиалиновым раструбам. Поскольку самостоятельно, без участия *P. salsugineum*, к длительному воспроизводению *P. aschersonianum*, видимо, не способен, семена его прорастают плохо, видовой статус для *P. aschersonianum* можно сохранить лишь условно.

Гибриды *P. arenastrum* × *P. patulum*, *P. aviculare* × *P. patulum* нередко массово растут на нарушенных местах совместно с родителями, изредка встречаются и самостоятельно. Пределы изменчивости гибридов достаточно широки, морфологически они не отграничены от родителей и поэтому не заслуживают видового статуса.

Растения с признаками *P. samarense*, морфологически и генетически соответствующие гибридам *P. aviculare* (или ×*P. arenastrum*) × *P. patulum,* на холмах близ Сарепты в г. Волгограде росли вместе с родительскими видами, однако в качестве заноса по железным дорогам изредка встречаются и без родителей. Признаки типового экземпляра *P. samarense* (B) отвечают признакам лишь части многообразных форм, возникающих при гибридизации указанных видов. Видовой статус этого морфотипа можно сохранить лишь условно, как × *P. samarense* H. Gross (= *P. aviculare* L. s. lat. × *P. patulum* Bieb.), оставив это название за частью межвидовых гибридов соответствующей морфологии.

## Благодарности

Авторы благодарят Д. Д. Соколова и Е. В. Мародиева за ценные замечания при обсуждении результатов работы.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 06-04-48701).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Войлокова В. Н.* Морфологическая изменчивость и генетический полиморфизм *Polygonum arenastrum (Polygonaceae)* в связи с его гибридным происхождением // Матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казанской ботанической школы (23—27 января 2006 г.) Часть 1. Казань, 2006. С. 18—20.

*Войлокова В. Н., Юрцева О. В., Боброва В. К., Троицкий А. В.* Генетическая гетерогенность *Polygonum salsugineum*, *P. aschersonianum*, *P. patulum*, *P. aviculare* и *P. arenastrum* в связи с межвидовой гибридизацией // Роль Ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира азиатской России: настоящее и будущее. Матер. Всерос. конф., посвящ. 60-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 17—19 июля 2006 г.). Новосибирск, 2006. С. 60—62.

*Григорьев Ю. С.* Род *Polygonum* L. // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Вып. 4. 1930. С. 109—110.

*Комаров В. Л.* Род *Polygonum* L.s.l. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 594—701.

*Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

*Цвелёв Н. Н.* О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1979. Т. 15. С. 128—142.

*Цвелёв Н. Н. Polygonum* L. // Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб., 1996. С. 136—150.

*Юрцева О. В.* Хромосомные числа видов рода *Polygonum* L. секции *Polygonum* (*Polygonaceae*) из России и сопредельных стран // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 151—153.

*Юрцева О. В.* Таксономическая ревизия подсекции *Salsugineum* рода *Polygonum* L. (*Polygonaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2007. Т. 113. Вып. 1. С. 32—38.

*Юрцева О. В., Крамина Т. Е.* Изменчивость видов подсекции *Polygonum* рода *Polygonum* (*Polygonaceae*) в связи с возможной гибридизацией // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 9—25.

*Юрцева О. В., Крамина Т. Е.* Изменчивость спорышей в подсекции *Patula* Tzvel., секции *Polygonum* (*Polygonaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2004. Т. 109. № 5. С. 34—42.

*Юрцева О. В., Крамина Т. Е.* О гибридизации однолетних спорышей (*Polygonum* L., *Polygonaceae*) из подсекций *Patula* Tzvel. и *Polygonum* // Роль Ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира азиатской России: настоящее и будущее. Матер. Всерос. конф., посвящ. 60-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 17—19 июля 2006 г.). Новосибирск, 2006. С. 330—332.

*Юрцева О. В., Крамина Т. Е.* О гибридизации спорышей из подсекций *Patula* Tzvel. и *Polygonum* (*Polygonum* L., *Polygonaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2007. Т. 112. Вып. 2. С. 28—40.

*Юрцева О. В., Боброва В. К., Новожилова В. Н.* и др. Морфологическая изменчивость и генетический полиморфизм видов родства *Polygonum aviculare L. (Polygonaceae)* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 5. С. 697—716.

*Юрцева О. В., Войлокова В. Н., Троицкий А. В., Боброва В. К.* Морфологические и молекулярные данные в пользу гибридизации *Polygonum patulum* и *Polygonum arenastrum* (*Polygonaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 9. С. 1320—1331.

*Янишевский Д. Е.* К характеристике *Polygonum salsugineum* M.B. и гетерокарпии у рода *Polygonum* секции *Avicularia* Meisn. // Известия Саратовского о-ва естествоиспыт. 1927а. Т. 2. № 1. С. 16—19.

*Янишевский Д. Е. Polygonum salsugineum* M.B. Эколого-морфологический очерк // Известия Саратовского ин-та Краеведения. 1927б. Т. 2. С. 51—75.

*Akeroyd J. K., Webb D. A., Chater A. O. Polygonum* L. // Flora Europaea. Ed. 2. Vol. 1. Cambridge,1993. P. 91—97.

*Bandelt H.-J., Dress A.* Split decomposition: a new and useful approach to phylogenetic analysis of distance data // Mol. Phyl. Evol. 1992. Vol. 1. N 3. P. 242—252.

*Gross H. Polygonaceae* nonnullae novae. *Polygonum* L. // Botanische Jahrbürger für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1913. Bd 49. S. 341—345.

*Hollingsworth M. L., Hollingsworth P. M., Jenkins G. I.* et al. The use of molecular markers to study patterns of genotypic diversity in some invasive alien Fallopia spp. (*Polygonaceae*) // Molecular Ecology. 1998. Vol. 7. P. 1681—1691.

*Hunson D. H.* SPLITSTREE: a program for analyzing and visualizing evolutionary data // Bioinformatics. 1998. Vol. 14. P. 68—73.

*Nei M., Li W.-H.* Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1979. Vol. 76. P. 5269—5273.

*Tukey J. W.* Comparing individual means in analysis of variance // Biometrics. 1949. Vol. 5. P. 99.

*Saitou N., Nei M.* The neighbor-joining method: a new method for reconstruction of phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. P. 406—425.

*Van De Peer Y., De Wachter R.* TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft; Windows environment // Comput. Applic. Biosci. 1994. Vol. 10. P. 569—570.

*Webb D. A., Chater A. O. Polygonum* L. // Flora Europaea. T.1. Cambridge, 1964. P. 76—80.

*Yurtseva O., Voylokova V., Troitsky A., Bobrova V.* Genetic polymorphism of putative hybrid species of *Polygonum* L. s. str. // 17th International Symposium Biodiversity and Evolutionary Biology. Bonn, September 24—28, 2006. P. 235.

## SUMMARY

To detect probable parents of *Polygonum aschersonianum* and *P. samarense* the morphological variability and genetic polymorphism of plants assigned to both as well to *P. salsugineum*, *P. patulum*, ×*P. arenastrum*, *P. aviculare* and supposed hybrids *P. arenastrum* × *P. patulum*, *P. avicu-*

*lare* × *P. patulum* were studied in 3 mixed populations from Volgograd. By the results of stepwise DA of morphological characters *P. salsugineum*, *P. patulum* and *P. aviculare* / × *P. arenastrum* form 3 highly different discrete groups, *P. aschersonianum* falls between *P. salsugineum* and *P. patulum*, *P. samarense* falls between *P. aviculare* / × *P. arenastrum* and *P. patulum*. *P. samarense* is very similar to the last two by the single characters and by the set of the characters.

By the results of RAPD- and ISSR-analyses *P. salsugineum*, *P. patulum*, × *P. arenastrum* and *P. aviculare* have a number of specific DNA-amplicons, the last two sharing a lot of them. In RAPD- and ISSR-spectra *P. aschersonianum* combines the amplicons of *P. salsugineum* and *P. patulum*, in NJ and SD trees falling between them. The hybrids *P. arenastrum* × *P. patulum*, *P. aviculare* × *P. patulum* and *P. samarense* have no RAPD- and ISSR-amplicons specific for *P. salsugineum*, but combine amplicons specific for *P. patulum* and *P. aviculare* / × *P. arenastrum*. In NJ and SD trees these hybrids and specimens assigned to *P. samarense* are placed between *P. patulum* and *P. aviculare* / ×*P. arenastrum*. As *P. aschersonianum* and *P. samarense* are morphologically different and combine specific RAPD- and ISSR-amplicons of different species, they are not identical.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 582.794.1 : 581.45 : 581.522

© Л. В. Волкова

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗОНТИЧНЫХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

L. V. VOLKOVA. THE MORFOLOGICAL SPECIFICITY OF SOME *APIACEAE* SPECIES OF WEST SIBERIA AT INITIAL STAGES OF ONTOGENY

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383)330-19-86
E-mail: wolk@csbg.nsc.ru
Поступила 03.04.2007
Окончательный вариант получен 10.01.2008

Изучена макроморфология особей прегенеративного возрастного состояния пяти сходных морфологически видов зонтичных (*Angelica sylvestris* L., *Aegopodium podagraria* L., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Conioselinum tataricum* Hoffm.) в Западной Сибири. Надежными критериями распознавания данных видов могут служить особенности строения ассимилирующих листьев: степень и характер рассеченности листовых пластинок, форма листовых долей и долек, характер края листа.

Ключевые слова: зонтичные, прегенеративный период онтогенеза, морфология листа, идентификация.

В практике исследований популяций травянистых видов нередко приходится сталкиваться с задачей идентификации вегетирующих особей близкородственных видов, сходных по морфологии. Особенно эта проблема возникает при определении видовой принадлежности растений начальных этапов онтогенеза — проростков, ювенильных и имматурных особей. В то же время понятно, что ошибочное определение видовой принадлежности молодых особей может привести к искажению представлений о возрастной структуре ценопопуляций таких видов и повлечь за собой ошибочную трактовку их современного состояния и перспектив развития.

Одним из семейств, представители которого характеризуются значительным морфологическим сходством, является семейство зонтичных (*Apiaceae*). Однотипность их морфологии нередко такова, что создает значительные трудности при распознавании не только видов, но и родов. Традиционно систематика семейства опирается на признаки строения плодов, однако в практике ботанических исследований приходится сталкиваться с необходимостью идентификации вегетирующих растений. Поэтому проблема распознавания родов и видов зонтичных по вегетативным органам издавна привлекает внимание исследователей (Матюшенко, 1949; Раменская, 1950; Кикнадзе, 1955, 1962; Пименов, 1970; Тюрина, 1973; Сациперова, Филинкова, 1978; Лунина, 1984). Одна из наиболее успешных попыток поиска надежных «вегетативных» критериев различения зонтичных предпринята Г. С. Кикнадзе (1962), которым разработаны ключи для определения родов зонтичных на основе признаков анатомического строения черешков листьев. Однако предложенная автором методика малопригодна в популяционнно-онтогенетических исследованиях, в первую очередь по той причине, что анатомические признаки черешков видов зонтичных изучались автором на листьях взрослых растений и не рассматривались у растений прегенеративных возрастных состояний.

В настоящее время наиболее подробным пособием для определения видов зонтичных по вегетативным признакам является, по-видимому, атлас-определитель «Зонтичные Средней России» (Тихомиров и др., 1996). В ключе для определения видов используются морфологические особенности листовой пластинки, влагалища, стебля, анатомическое строение черешка. Однако и в этой работе описание диагностических признаков также приводится на примере листьев взрослых, «вполне развитых вегетативных побегов» (с. 4). По мнению авторов, в большинстве случаев упомянутый атлас пригоден для определения видовой принадлежности растений, находящихся на прегенеративном этапе развития, за исключением проростков. Авторы подчеркивают, что составление определителя проростков зонтичных — совершенно особая задача.

Проблему достоверной видовой идентификации молодых особей зонтичных не решают ни (немногочисленные) «Определители всходов...» (например, Васильченко, 1979), ни оригинальные статьи, посвященные описанию онтогенеза конкретных видов. Ни в тех, ни в других авторы не акцентируют внимание на морфологическом сходстве проростков и молодых растений различных видов зонтичных.

В попытках разрешить эту проблему было предпринято исследование, цель которого — для группы видов зонтичных (*Apiaceae*), близких по морфологии, выявить макроморфологические признаки, которые позволят надежно дифференцировать эти виды на ранних этапах онтогенеза особей.

## Материалы и методка

Объекты исследования — *Angelica sylvestris* L., *Aegopodium podagraria* L., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Conioselinum tataricum* Hoffm. — широко распространенные в Сибири виды. Они близки по экологии (типичные мезофиты) и поэтому часто произрастают совместно. Во взрослом состоянии эти виды хорошо различимы, однако на этапе прегенеративного развития между растениями этих видов наблюдается значительное сходство.

Материалы для настоящего исследования собраны в сообществах подпояса крупнотравных осиново-пихтовых лесов Салаирского кряжа (юг Западной Сибири), где эти виды часто произрастают совместно в одних и тех же растительных сообществах, а нередко доминируют или содоминируют в травяном ярусе как лесных, так и луговых ценозов.

По гербарным образцам и живому материалу описано более 1000 экземпляров проростков (всходов), ювенильных и имматурных особей. Различать виргинильные, а в большинстве случаев и имматурные растения не представляется трудным. Для описания молодых особей видов, семенное размножение которых в естественных ценозах затруднено (*Aegopodium podagraria, Conioselinum tataricum*), были использованы экземпляры, выращенные из семян на делянках, расположенных в естественных условиях обитания этих видов.

При поиске видоспецифичных макроморфологических признаков основное внимание было уделено строению листьев растений. Для унификации описания морфологии листьев использована терминология, приводимая в «Атласе по описательной морфологии» (1956).

## Результаты и обсуждение

Все изученные виды относятся к полурозеточным травам, т. е. производят побеги, которые в своем развитии первоначально проходят фазу укороченного побега и лишь затем фазу удлиненного олиственного побега, обычно генеративного. Укороченный побег несет сближенные листья и часто называется «розеткой», а его листья, у всех видов длинночерешковые, — розеточными.

### Проростки (всходы)

Проростки (всходы) у всех пяти видов имеют сходный габитус и общий план строения (рис. 1, A—E). Сформированый всход несет 2—3 настоящих тройчатых листа — на удлиненных черешках, а также пару ланцетовидных семядольных листьев, основание которых плавно переходит в черешок, обычно равный или короче листовой пластинки. Гипокотиль проростка и главный корень, как правило, утолщены, а граница между ними неразличима.

Среди изучавшихся видов наибольшее сходство проростков характерно для *Angelica sylvestris* и *Aegopodium podagraria.*

Традиционно вегетирующие побеги этих видов различают по наличию у *Angelica sylvestris* «антоциановых колец» — фиолетово окрашенных участков черешка в местах отхождения листовых долей. Однако при массовом просмотре материала оказалось, что у всходов и части ювенильных растений *Angelica sylvestris* «антоциановое кольцо» может отсутствовать.

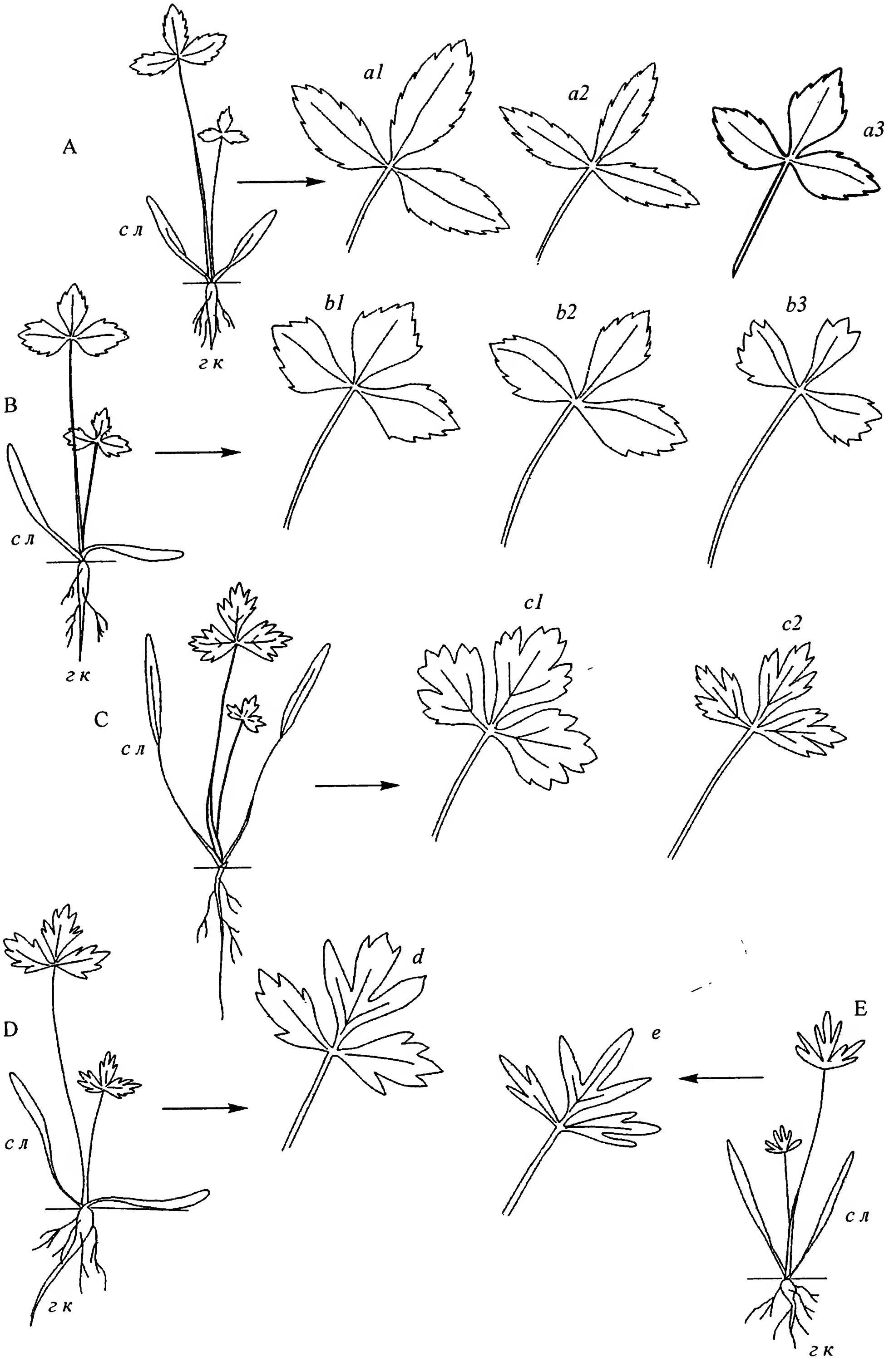
У взрослых растений *Angelica sylvestris* листья обычно более плотные на ощупь и более темные по окраске, чем у *Aegopodium podagraria*, что, очевидно, определяется различиями в анатомии листовых пластинок. Исследованиями Е. В. Тюриной с соавт. (1976) показано, что толщина листовых пластинок *Angelica sylvestris* (230 мкм) значительно превышает таковую у *Aegopodium podagraria* (100—110 мкм), в первую очередь за счет лучшего развития палисадной ткани. Однако в упомянутой работе, во-первых, исследования были проведены на листьях взрослых, генеративных, растений и не рассматривались у более молодых растений, во-вторых, авторами не учитывалось влияние экологических факторов на данные показатели. Для достоверного различения проростков *Aegopodium podagraria* и *Angelica sylvestris* требуются дополнительные критерии.

По характеру подземной части проростки этих двух видов неразличимы (рис. 1, A, B): всходы развивают главный корень, заметно утолщенный в верхней части, где он сливается с утолщенным же гипокотилем. Окраска главного корня от светло-песочной до светло-коричневой. Семядольные листья узколанцетные, клиновидно суженые в короткий черешок. Настоящие листья всходов у обоих видов тройчатые, с цельными, по краю крупнопильчатыми долями. Листья всходов *Angelica sylvestris* по сравнению с *Aegopodium podagraria* чаще всего более плотные на ощупь и заметно темнее по окраске, как и у взрослых растений. Анатомические особенности мезофилла листьев *Angelica sylvestris* и *Aegopodium podagraria*, описанные Тюриной с соавт. (1976), по-видимому, являются видоспецифичными.

---

Рис. 1. Проростки зонтичных: общий вид и морфоструктура листа.

A — *Angelica sylvestris*, B — *Aegopodium podagraria*, C — *Pleurospermum uralense*, D — *Anthriscus sylvestris*, E — *Conioselinum tataricum*. *a*, *b*, *c*, *d*, *e* — настоящие листья соответствующих видов; *с л* — семядольные листья, *г к* — главный корень. В верхней части рисунка указаны масштабные линейки: слева — для проростков (1 см), справа — для листьев (1 см).


A
a1
a2
a3
с л
г к
B
b1
b2
b3
с л
г к
C
c1
c2
с л
D
d
с л
г к
E
e
с л
г к

При анализе морфологии листьев оказалось, что всходы *Angelica sylvestris* и *Aegopodium podagraria* различаются по форме долей листа, по соотношению размеров центральной и боковых долей, а также по характеру края листа.

У всходов *Angelica sylvestris* (рис. 1, A, *а1—а3*) доли листа от заостренно ***эллиптических*** (*а*1) до широко- или узко***ланцетовидных*** (*а*2), иногда верхняя доля почти ***ромбовидная*** (*а*3). По размеру все доли более-менее ***одинаковы***, боковые доли ***слабоасимметричные*** относительно центральной жилки. У всходов *Aegopodium podagraria* (рис. 1, B, *в1—в3*) доли листа широко- или узко***ромбовидные*** (*в1, в2*), верхняя доля по форме часто почти обратно-треугольная (*в*3), ***уступает по размерам*** боковым долям. Боковые доли резко ***асимметричные.***

Кроме того, у листьев *Angelica sylvestris* краевые зубцы начинаются в ***нижней трети*** долей (*а1—а3*), а у *Aegopodium podagraria* зубцы ***смещены к верхушке*** долей *(в1—в3).*

При идентификации всходов рассматриваемых видов следует также учитывать особенности биологии этих видов.

*Angelica sylvestris* — стержнекорневое, вегетативно мало подвижное растение, размножается семенным путем, всходы относительно многочисленны. На лесных крупнотравных лугах Салаирского кряжа плотность всходов *Angelica sylvestris* измеряется десятками экземпляров (16.8—55.3 шт/м$^2$), под пологом осиновых, пихтово-осиновых лесов может достигать 90 шт./м$^2$, чему способствует достаточная осветленность этих лесных сообществ и относительная разреженность травостоев в сочетании с отсутствием задернованности почвы в лесах этого типа (здесь и далее приведены данные автора, частично опубликованные: Волкова, 1993, 2000).

В противоположность *Angelica sylvestris*, *Aegopodium podagraria* — растение длиннокорневищное, размножается почти исключительно вегетативным путем, в естественных условиях обитания всходы обнаруживаются редко, что неоднократно отмечалось в литературе (Смирнова, 1967, 1974; Лавриченко, 1985). Основным препятствием для семенного размножения *Aegopodium podagraria* в ценозах исследователи считают задернованность почвы. В подпоясе черневых лесов Салаира всходы *Aegopodium podagraria* в луговых ценозах полностью отсутствуют, они отмечаются только в лесных ценопопуляциях вида, плотность их невелика — 0.08—0.30 шт./м$^2$.

Большое сходство с проростками *Aegopodium podagraria*, а нередко и с проростками *Angelica sylvestris* обнаруживают проростки *Pleurospermum uralense* (рис. 1, C). Однако у *Pleurospermum uralense* листовые доли всходов не цельные, а более или менее ***раздельные*** — на широкие ***крупнозубчатые*** сегменты (*с1, с2*). В очертании доли листа широко- или узко***ромбовидные***, верхушечная и боковые доли сравнимы по размерам, асимметрия относительно центральной жилки отсутствует.

Семядольные листья у всходов *Pleurospermum uralense* выглядят относительно более крупными за счет значительно более длинных черешков, часто превышающих длину пластинки семядольного листа (рис. 1, C, *с л*). Главный корень у всходов *Pleurospermum uralense* бесцветный, очень тонкий, почти нитевидный (*г к*), гипокотиль — сливающийся с главным корнем, но без видимого утолщения. Перечисленные особенности позволяют отличать всходы *Pleurospermum uralense* от похожих на них всходов *Angelica sylvestris* и *Aegopodium podagraria*. При этом основной отличительный признак — характерная рассеченность листовых долей у *Pleurospermum uralense.*

По характеру жизненной формы и репродуктивной биологии *Pleurospermum uralense* сходен с *Angelica sylvestris*, однако является более светолюбивым видом и менее устойчивым к фактору задернения. Поэтому и на лесных крупнотравных лугах, и под пологом разреженных лесных фитоценозов плотность всходов *Pleurospermum uralense* несколько ниже, чем у *Angelica sylvestris*: не более 20 шт./м$^2$. Кроме того, *Pleurospermum uralense* — монокарпическое растение. После цветения и плодоношения материнского побега особь погибает, а семена обычно осыпаются и прорастают непосредственно под материнским растением. Поэтому всходы *Pleurospermum uralense* часто располагаются «гнездами», а локальная плотность их может быть очень высокой и измеряться десятками и сотнями экземпляров. Бóльшая часть этих всходов в течение вегетационного сезона погибает, однако знание этих особенностей семенного размножения рассматриваемых видов также позволяет дифференцировать их всходы.

Очень сходны по морфологии всходы *Anthriscus sylvestris* и *Conioselinum tataricum* (рис. 1, D, E).

*Anthriscus sylvestris* — стержнекорневой монокарпик, *Conioselinum tataricum* — короткокорневищное поликарпическое растение, но в состоянии всхода эти два вида по характеру подземных органов плохо различимы. При идентификации всходов этих видов следует обращать внимание на особенности их семенного размножения в ценозах.

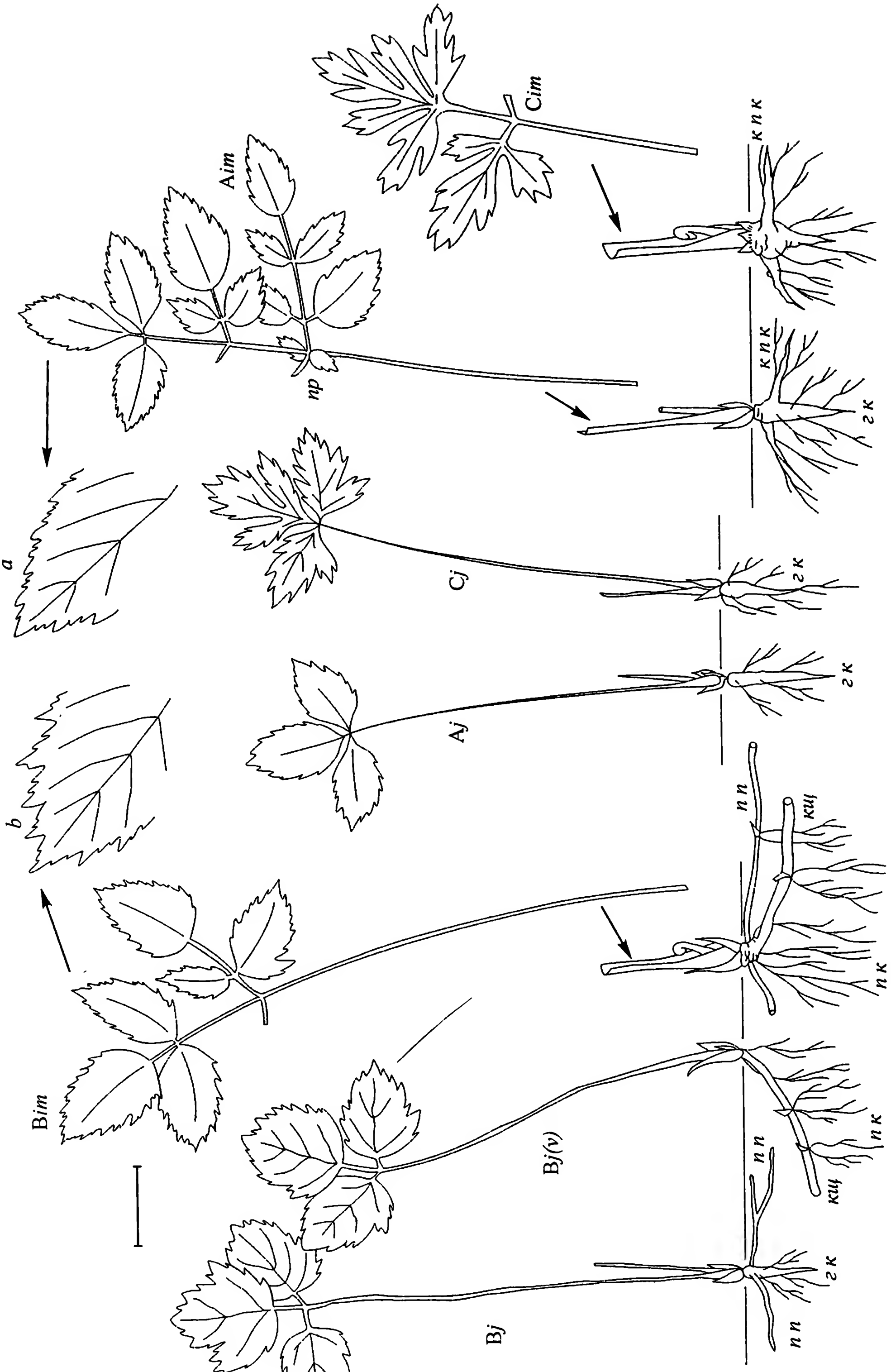
*Anthriscus sylvestris* — вид с активным семенным размножением, всходы его обычно очень обильны, плотность всходов в благоприятных условиях обитания измеряется десятками и сотнями экземпляров. Для *Conioselinum tataricum* характерно затрудненное семенное размножение в ценозах, связанное с особенностями фенологического ритма цветения и плодоношения растений (Волкова, 2001). В естественных условиях обитания на Салаире всходы *Conioselinum tataricum* очень редки и появляются, по-видимому, эпизодически, не ежегодно, в противоположность всегда обильным всходам *Anthriscus sylvestris*.

У обоих видов настоящие листья всходов тройчатые, листовые доли раздельные или, чаще, ***рассеченные***. Но если у *Anthriscus sylvestris* листовые доли рассеченны на продолговато-***треугольные*** дольки (рис. 1, *d*), то у *Conioselinum tataricum* — на продолговатые ***пальчиковидные*** дольки (*e*), что позволяет различать всходы этих двух видов.

## Ювенильные особи

Ювенильные особи рассматриваемых видов отличаются от всходов отсутствием семядольных листьев и более крупными размерами (рис. 2, A*j*, B*j*, C*j*; рис. 3, D*j*, E*j*). Годичные побеги укороченные, представляют собой розетку сближенных длинночерешковых листьев. На протяжении ювенильного возрастного состояния происходит усложнение структуры листовых пластинок ассимилирующих листьев, а в подземной сфере растений проявляются первые признаки типичной для вида жизненной формы.

У ювенильных особей *Aegopodium podagraria*, выращенных из семян, так же как и у *Angelica sylvestris*, *Pleurospermum uralense*, *Anthriscus sylvestris*, имеется стержневой главный корень редьковидной формы, утолщенный в верхней части (рис. 2, B*j*). Но у *Aegopodium podagraria* из боковых почек укороченной части побега уже в ювенильном состоянии появляются первые гипогеогенные корневища — плагиотропные подземные побеги толщиной не более 1—2 мм, светлые, иногда ветвящиеся (рис. 2, *п п*). В природных ценопопуляциях ювенильные особи *Aegopodium podagraria* в подавляющем большинстве вегетативного происхождения и представляют собой укороченный («розеточный») ортотропный побег, возникающий из почки на вершине плагиотропного подземного побега материнской


Cim
Aim
пр
кпк
кпк
гк
a
b
Cj
гк
Aj
гк
пп
кц
пк
Bim
Bj(v)
пп
пк
кц
гк
Bj
пп

особи (рис. 2, В*j* (*v*)). Связь с «материнским» растением, посредством подземных корневищ, обычно еще сохраняется, диаметр «материнского» корневища (*кщ*) таких растений достигает 2—3 мм. Диаметр стебля плагиотропных побегов текущего года развития обычно несколько больше, чем у растений семенного происхождения. В узлах подземного корневища и в основании ортотропного побега у *Aegopodium podagraria* развиваются тонкие придаточные корни (рис. 2, В*j(v)*, *п к*).

У типичных стержнекорневых растений *Angelica sylvestris, Pleurospermum uralense*, *Anthriscus sylvestris* подземная сфера ювенильных особей представлена утолщенным главным корнем, несколько различающимся по цвету (рис. 2, А*j*, С*j*; рис. 3, D*j*). У *Anthriscus sylvestris* и *Pleurospermum uralense* главный корень светлый, песочно-желтый, у *Angelica sylvestris* более темный, почти коричневый. У этих видов в ювенильном возрастном состоянии на главном корне развиваются тонкие ветвящиеся корешки, а в верхней его части можно заметить слабую поперечную морщинистость (на рисунках не показана) — результат контрактильной деятельности главного корня.

Иначе выглядит подземный орган *Conioselinum tataricum* — короткокорневищного растения. Главный корень имеет темную окраску, а укороченное корневище несет относительно крупные придаточные корни, по цвету и размерам сопоставимые с главным корнем (рис. 3, Е*j*, *к п к*). У растений *Conioselinum tataricum* вокруг основания надземных годичных побегов ежегодно формируется кольцо шаровидных образований — зачатков придаточных корней будущего года (*зч*). По числу «ярусов» таких придаточных корней можно определить абсолютный возраст растения. На ювенильном этапе онтогенеза *Conioselinum tataricum* отрастание материнского побега происходит моноподиально, корневище располагается в почве вертикально, главный корень отличается от придаточных своим вертикальным положением, но со временем он теряется среди придаточных корней, а затем отмирает.

В надземной сфере у всех изученных зонтичных в ювенильном возрастном состоянии наблюдается увеличение числа и размеров ассимилирующих листьев, а также усложнение их морфоструктуры.

У *Aegopodium podagraria* боковые доли листьев приобретают ***яйцевидную*** или ***широкояйцевидную*** форму с ***округлым*** или ***усеченным*** основанием и имеют хорошо различимые черешочки (рис. 2, В*j*, В*j(v)*). У *Angelica sylvestris* доли листа ювенильных особей ***заостренно-эллиптические***, основание долей ***клиновидно суженное*** или ***широкообратно-треугольное***, поэтому черешочки боковых долей малозаметны (рис. 2, А*j*). «Антоциановое кольцо» на черешке ювенильных растений *Angelica sylvestris* иногда отсутствует или малозаметно. У обоих видов к концу ювенильного состояния намечается формирование долек второго порядка, причем этот процесс охватывает одновременно все доли тройчатого листа (рис. 2, В*j*, В*j(v)*). К концу ювенильного возрастного состояния сеть проводящих жилок листовых пластинок усложняется, за счет чего по краю листовых долей появляются единичные пары сдвоенных зубцов.

У ювенильных особей *Pleurospermum uralense* и *Conioselinum tataricum* усиливается рассеченность долей тройчатого листа, в первую очередь, верхней доли

---

Рис. 2. Ювенильные и имматурные особи зонтичных *Angelica sylvestris*, *Aegopodium podagraria*, *Pleurospermum uralense*.

*j* — ювенильные, *im* — имматурные особи, (*v*) — особи вегетативного происхождения; *к п к* — крупные придаточные корни, *кщ* — многолетнее удлиненное корневище, *п к* — тонкие придаточные корни, *п п* — плагиотропные подземные побеги, *пр* — «псевдоприлистники»; *a*, *b* — край листа соответствующих видов. Остальные обозначения, как на рис. 1. Масштабная линейка — 2 см.

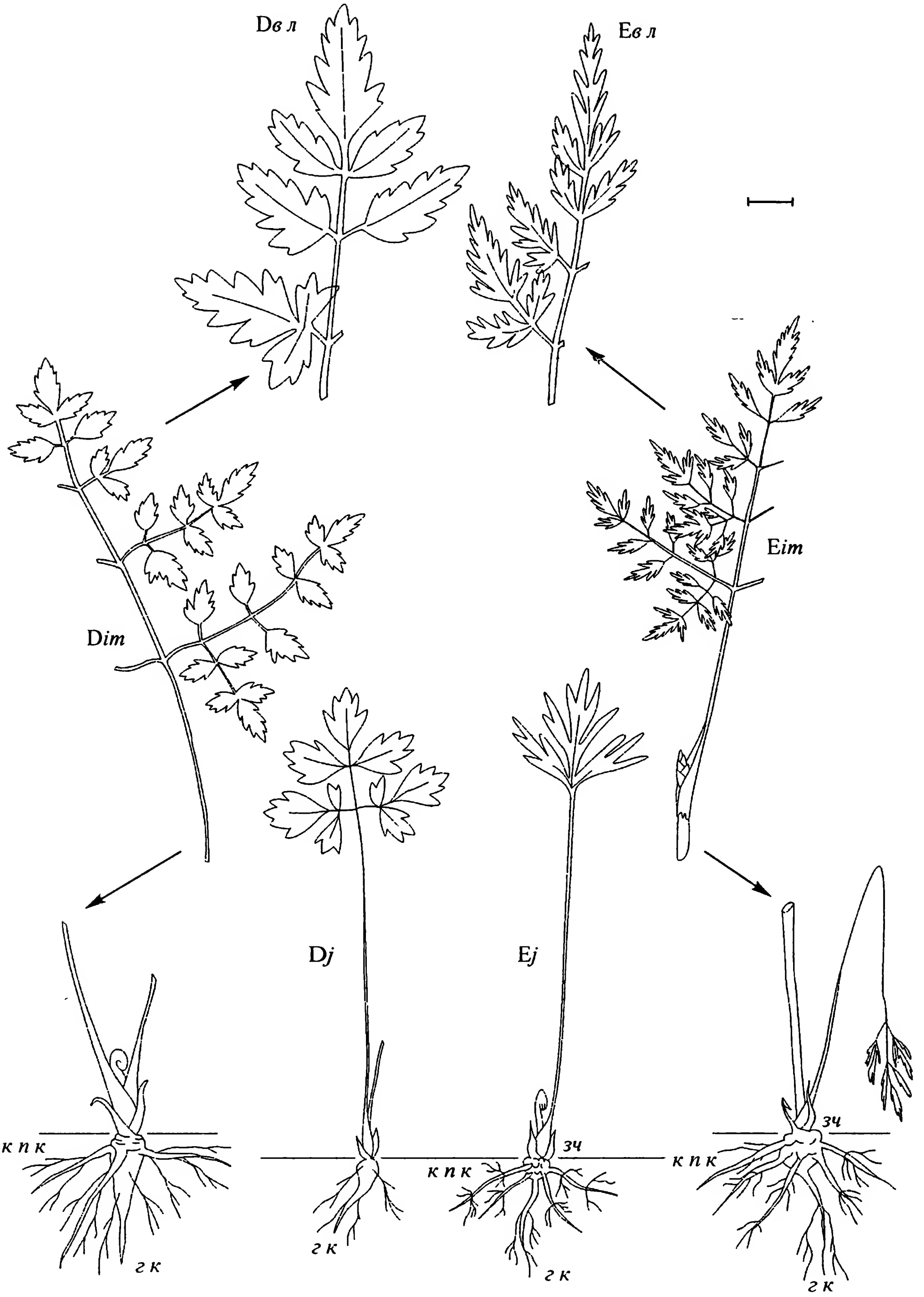


Рис. 3. Ювенильные и имматурные особи зонтичных *Anthriscus sylvestris*, *Conioselinum tataricum*.

*в л* — верхушка листа соответствующего вида, *з ч* — зачаток крупного придаточного корня. Остальные обозначения, как на рис. 1, 2. Масштабная линейка — 2 см.

(рис. 2, C*j*; 3, E*j*). Еще большее усложнение листовых пластинок, появление пятираздельных листьев наблюдается у ювенильных растений *Anthriscus sylvestris* (рис. 3, D*j*). При этом нижние боковые доли располагаются на тонких, но хорошо заметных черешочках и нередко уже имеют собственные боковые дольки. У *Pleurospermum uralense* и *Anthriscus sylvestris* сохраняется заостренная форма долей и долек, а у *Conioselinum tataricum* — пальчиковидность, округлость на вершине сегментов листа, что позволяет дифференцировать ювенильные особи этих видов.

В этом возрастном состоянии у *Anthriscus sylvestris* обычно уже хорошо заметно опушение листовых пластинок и черешков. Последние могут быть в основании (или почти на треть) слегка фиолетово-окрашенными. По этим признакам ювенильные особи *Anthriscus sylvestris* отличаются от ювенильных растений *Pleurospermum uralense* и *Conioselinum tataricum*, листовые пластинки которых остаются тройчатыми (рис. 2, C*j*; 3, E*j*) и практически голыми, неопушенными, как и черешки (у *Pleurospermum uralense* при большом увеличении заметно очень редкое опушение листовых пластинок).

Следует также отметить, что *Anthriscus sylvestris* — клональное растение. На многолетней укороченной части материнского побега ежегодно формируются боковые почки возобновления, из которых со временем начинается отрастание боковых побегов. Дочерние побеги в первый же год жизни формируют собственный главный корень, и впоследствии, после отмирания материнского монокарпического побега и разрушения материнского стеблекорня, становятся абсолютно самостоятельными — формируется клон (Волкова, 2000). Такие клоны относительно компактны и могут быть образованы особями различных возрастных состояний: виргинильными, имматурными, ювенильными — в зависимости от времени появления дочерних побегов. Таким образом, в ценопопуляциях *Anthriscus sylvestris* присутствуют ювенильные особи как семенного, так и вегетативного происхождения. Последние отличимы от семенных растений по искривлению главного корня и более компактному размещению в ценозе.

*Pleurospermum uralense* в условиях растительных сообществ черневого подпояса Салаира никогда не образует клонов. Здесь это типичный малолетний монокарпик, на протяжении всего онтогенеза особь остается однопобеговой, боковые почки возобновления на многолетних органах, как правило, отсутствуют (Волкова, 1993). Знание этой особенности биологии также помогает дифференцировать морфологически похожие ювенильные растения *Anthriscus sylvestris* и *Pleurospermum uralense*.

### Имматурные особи

Имматурное возрастное состояние рассматривается как «полувзрослое», переходное от юношеских структур к типичным для взрослых особей (Ценопопуляции.., 1976). У растений происходит дальнейшее увеличение размеров побегов, увеличение числа ассимилирующих листьев и усложнение их расчлененности. Начиная с имматурного возрастного состояния проблемы распознавания рассматриваемых видов зонтичных, как правило, не возникает.

У *Pleurospermum uralense* с переходом в имматурное состояние многолетний подземный орган приобретает редьковидную форму. В утолщенной базальной части подземного органа наблюдается появление крупных придаточных корней — горизонтальных или косо вниз направленных (рис. 2, C*im, к п к*). Как отмечалось выше, в условиях растительных сообществ черневого подпояса Салаира растения *Pleurospermum uralense*, как правило, не имеют запаса почек возобновления, что отличает этот вид от других рассматриваемых зонтичных, всегда имеющих некоторый запас почек возобновления на многолетних подземных органах.

Ювенильные растения *Pleurospermum uralense* становятся вполне отличимы среди других рассматриваемых зонтичных также и по характерной рассеченности листьев и форме элементов листовой пластинки (рис. 2, С*im*). Листья пяти-(семи)-раздельные, голые, сегменты долей и дольки второго порядка крупно-зубчатые, удлиненно-продолговатые, в основании широко-клиновидно сужены, на верхушке заостренные; верхняя доля листа часто низбегающая, боковые доли — на относительно широких коротких черешочках. Край листовых пластинок ровный.

Имматурные растения *Aegopodium podagraria* и *Angelica sylvestris* хорошо различимы по структуре подземных органов, но по размерам а также по характеру и степени рассеченности листовых пластинок сходны: листья становятся пяти-, семи-раздельными, дольки второго порядка вполне оформлены (рис. 2, В*im*, А*im*). У обоих видов сходный характер края листа, который становится пильчатым, при этом по краю листа равномерно чередуются группы из двух-трех зубцов, один всегда крупнее (рис. 2, *в, а*). Зубцы туповато-треугольные, с небольшим заострением на верхушке (заметным при небольшом увеличении).

При дифференциации имматурных особей в паре *Aegopodium podagraria-Angelica sylvestris* по признакам структуры надземной сферы в отдельных случаях могут возникать сомнения. В такой ситуации необходимо ориентироваться на следующие признаки.

Как правило, в имматурном состоянии у *Angelica sylvestris* хорошо заметно «антоциановое кольцо» на черешках листьев — в местах отхождения боковых долей.

У *Angelica sylvestris* зубцы края листовой пластинки ***строго вверх*** (к верхушке доли) направленные, из-за чего край листа выглядят более ровным, чем у *Aegopodium podagraria*, у которой зубцы ***наружу отклоненные*** (рис. 2, *а, в*).

Кроме того, для *Angelica sylvestris* характерно формирование особых листовидных образований, никогда не наблюдающихся у *Aegopodium podagraria*. В литературе не удалось обнаружить ни подходящего названия для данной морфоструктуры листа зонтичных, ни описания этой структуры для *Angelica sylvestris*.

Это листовидные образования, которые располагаются строго в «узлах» отчленения листовых долей второго порядка, строго супротивно им (рис. 2, А*im*, *пр*). Они некрупные, первоначально цельные, ланцетовидные, по краю пильчатые, сидячие, напоминают прилистники. У взрослых растений *Angelica sylvestris* такие «псевдоприлистники» появляются в местах отхождения каждой пары боковых долей и претерпевают усложнение структуры аналогично листовым долям (отчленение боковых долек, появление черешочков), но всегда остаются по размерам значительно мельче листовых долей и отрастают всегда супротивно им.

Подобные «псевдоприлистники» появляются в структуре листа *Angelica sylvestris* начиная с имматурного возрастного состояния, что позволяет различать растения *Angelica sylvestris* и *Aegopodium podagraria* на данном этапе онтогенеза.

Имматурные растения *Anthriscus sylvestris* и *Conioselinum tataricum* легко различаются по структуре многолетних подземных органов, по типу надземных годичных побегов и характеру их нарастания, по наличию опушения. Материнский побег *Anthriscus sylvestris* вплоть до зацветания нарастает моноподиально, годичные побеги остаются укороченными, представляя собой розетку листьев; многолетняя часть особи представлена простым каудексом, собранные в розетку листья и черешки обычно густо опушены. Растения *Conioselinum tataricum* начиная с имматурного возрастного состояния развивают только удлиненные годичные побеги, сменяющие друг друга симподиально. Многолетняя часть представлена подземным эпигеогенным корневищем, стебли и листья всегда голые.

Однако опушение листьев не всегда отчетливо выражено у молодых особей *Anthriscus sylvestris*, а у имматурных особей *Conioselinum tataricum* удлиненные годичные побеги нередко выглядят как розеточные (за счет незначительной длины междоузлий), что может вызывать ошибку в определении вида. При невозможности или нежелательности выкапывания растений критерием для различения этих двух видов в спорных случаях могут служить тип очертания листа в целом и форма долек листьев.

У листьев имматурных растений *Anthriscus sylvestris* доли второго порядка расположены почти перепендикулярно к оси листа, за счет чего лист имеет раскидистую, широкотреугольную форму (рис. 3, D*im*). У *Conioselinum tataricum* черешочки долей второго порядка часто направлены вверх под острым углом и лист приобретает узкотреугольные очертания (E*im*).

Конечные дольки листовых долей у *Conioselinum tataricum* более узкие, вытянутые, ***продолговатые***, в то время как у *Anthriscus sylvestris* они ***широкояйцевидные***. Особенно заметно это на верхушках листьев и кончиках долей (рис. 3, D*в л*, E*в л*).

В большинстве случае имматурные растения всех пяти рассматриваемых видов хорошо различаются.

## Заключение

Для достоверного разграничения особей морфологически сходных видов зонтичных на прегенеративном этапе онтогенеза необходимо учитывать комплекс признаков как биологических (характер жизненной формы, тип побегов, активность семенного размножения), так и морфологических (строение подземных органов, морфоструктура листьев).

Для прегенеративных особей морфологически сходных видов зонтичных надежными показателями видоспецифичности в надземной сфере особей являются макроморфологические признаки строения листовых пластинок: степень их рассеченности, форма листовых долей и долек, характер края листа.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Атлас* по описательной морфологии высших растений. Лист / Ред. А. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. М.; Л., 1956. 301 с.

*Васильченко И. Т.* Определитель всходов сорных растений. Л., 1979. 344 с.

*Волкова Л. В.* Влияние экологического и высотного градиента на структуру ценопопуляций реброплодника уральского // Экология. 1993. № 5. С. 16—23.

*Волкова Л. В.* Особенности биологии зонтичных в субнеморальных лесах юга Западной Сибири // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 1—12.

*Волкова Л. В.* Онтогенез и особенности биологии *Conioselinum tataricum (Apiaceae)* // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 85—93.

*Кикнадзе Г. С.* Опыт изучения филогении *Umbelliferae* Moris. с использованием анатомического строения вегетативных органов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1955. 15 с.

*Кикнадзе Г. С.* Таблицы для определения родов знтичных (*Umbelliferae* Moris.) СССР по листьям и черешкам. Новосибирск, 1962. 64 с.

*Лавриченко Е. В.* Морфогенез вегетативных органов сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) // Известия ТСХА. 1985. Вып. 5. С. 44—53.

*Лунина Г. А.* Новые данные об изменчивости некоторых признаков анатомического строения черешка у представителей семейства *Umbelliferae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 1. С. 82—88.

*Матюшенко А. Н.* Значение строения черешка для систематики растений (на примере зонтичных). Работы науч. студ. о-ва Воронежского гос. ун-та. Воронеж, 1949. С. 35—46.

*Пименов М. Г.* Анатомическое строение черешка видов рода *Angelica* L. и возможности его использования в систематике рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 3. С. 66—76.

*Раменская В. М.* К диагностике видов семейства Зонтичные // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55. № 3.

*Сацыперова И. Ф., Филинкова Г. Р.* Анатомическое строение черешка и его диагностическое значение у видов рода *Heracleum* L. флоры СССР // Растит. ресурсы. 1978. Т. 14. Вып. 2. С. 169—184.

*Смирнова О. В.* Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 168—195.

*Тихомиров В. Н., Яницкая Т. О., Пронькина Г. А.* Зонтичные средней России (определитель по вегетативным признакам). М., 1996. 88 с.

*Тюрина Е. В.* Анатомическое строение черешка у некоторых видов *Peucedanum* // Бюл. ГБС АН СССР. 1973. Т. 89. С. 55.

*Тюрина Е. В., Гуськова И. Н., Валуцкая А. Г.* Зонтичные Южной Сибири как материал для интродукции. Новосибирск, 1976. 253 с.

*Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

## SUMMARY

The macromorphology of pregenerative plants of five similar species of the family *Apiaceae* (*Angelica sylvestris* L., *Aegopodium podagraria* L., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Conioselinum tataricum* Hoffm.) has been studied in Wesr Siberia.

The pecularities of leaf macromorphology, namely the degree and character of leaf dissection, shape of leaf lobes and character of leaf margin, were shown to serve reliable criteria for species recognition at pregenerative stages.

УДК 581.14 + 581.165 + 582.572.226

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

© Е. А. Кобозева

# ОНТОГЕНЕЗ *LILIUM MARTAGON* (*LILIACEAE*)

## E. A. KOBOZEVA. ONTOGENESIS OF *LILIUM MARTAGON* (*LILIACEAE*)

Пущинский государственный университет
142390 Московская область, Пущино, ул. Институтская, 2
E-mal: E_Kobozeva@mail.ru

Поступила 18.07.2007
Окончательный вариант получен 16.01.2008

Описан онтогенез *Lilium martagon* в природных местообитаниях. Определены качественные морфологические изменения особей, происходящие в онтогенезе. Для каждого онтогенетического состояния выделены уровни жизненности. Установлена возможность вегетативного размножения на ранних этапах онтогенеза. Описаны этапы развития компактного клона *L. martagon*.

Ключевые слова: *Lilium martagon*, онтоморфогенез, жизненность, компактный клон.

При современном интенсивном природопользовании особенно актуальной становится проблема сохранения видового разнообразия. *Lilium martagon* L. относится к числу охраняемых растений во многих регионах России (Красная.., 2002; Красная.., 2004) и других странах (Kedra, Bach, 2005). До настоящего времени исследование онтогенеза и морфогенеза *L. martagon* проводили в культуре (Баранова, 1989, 1990, 1999; Немченко, 1993; Kedra, Bach, 2005). Изучение онтогенеза этого вида в природе позволит выявить ряд биологических особенностей, необходимых для решения вопросов его охраны.

Цель работы — выявить особенности онтогенеза вида в местах его естественного произрастания. Задачи исследования: 1) описать онтогенез *Lilium martagon* L., 2) выделить уровни жизненности особей разных онтогенетических состояний, 3) дать количественные характеристики особей разных онтогенетических состояний и разной жизненности, 4) изучить особенности вегетативного размножения и формирования клонов.

## Район, объект и методы исследования

Материал собран на территории Пензенской обл. в 2005—2006 гг. (Кузнецкий, Мокшанский и Неверкинский районы). Вид изучен на водоразделах рек бассейнов Суры и Оки в составе лесных сообществ (дубняк злаковый, липо-дубняк осоково-волосистый, осиново-дубняк разнотравно-злаковый, осинник снытевый) и лесных полян (разнотравно-злаковой, злаковой, орляковой) разной степени зарастания деревьями. Сообщества располагались на слабовыщелочных черноземах и серых лесных почвах. Условия освещения варьировали. Сомкнутость яруса деревьев изменялась от 0 (лесные поляны) до 50 % (полог леса), сомкнутость яруса кустарников и подроста деревьев — от 0 (лесные поляны) до 30 % (зарастающие лесные поляны и полог леса). Задернение почвы в сообществах было различным. Общее проективное покрытие злаков изменялось от 0 (сомкнутый полог леса, орляковая поляна) до 60 % (разнотравно-злаковая и злаковая лесные поляны).

Для сопоставления полученных данных биометрические показатели растений измеряли с конца июня по начало июля, в одни и те же фенологические фазы. Созревшие коробочки были собраны в конце августа.

Лилия кудреватая — поликарпическое луковичное растение с удлиненным надземным облиственным побегом и многолетней черепитчатой луковицей (Баранова, 1986); вегетативный малолетник.

В работе использованы методы: морфогенетический, онтогенетический, статистический. Морфогенез исследовали на основе представлений И. Г. Серебрякова (1952) и Т. И. Серебряковой (1971). Препарирование пазушных, придаточных почек и почек возобновления проводили под бинокуляром МБС 10. В работе использована периодизация онтогенеза, предложенная Т. А. Работновым (1950), дополненная А. А. Урановым (1975) и его учениками (Заугольнова и др., 1988). Биометрические показатели надземных частей растений измерены у всех обнаруженных особей, а подземных — у небольшого числа экземпляров. При подсчете числа жилок центральная жилка учитывалась. Жизненность определена на основе разработанных ранее подходов (Воронцова и др., 1976; Заугольнова и др., 1988). В каждой онтогенетической группе проанализировано разное число особей (155 ювенильных, 43 имматурных, 75 виргинильных и 45 генеративных), что было обусловлено онтогенетическим составом исследованных ценопопуляций. В связи с тем, что вид является охраняемым, в основу шкал жизненности были положены только биометрические показатели надземных частей растений (табл. 1). У ювенильных и имматурных особей выделено два уровня жизненности (1 — нормальный, 2 — пониженный), а у виргинильных и генеративных — три (1 — повышенный, 2 — нормальный, 3 — пониженный), что обусловлено более сложной структурой побегов взрослых растений. Наиболее важными биометрическими показателями для определения уровней жизненности у ювенильных и имматурных особей были: высота надземного побега, длина и ширина листовой пластинки, число жилок; у виргинильных особей: высота надземного побега, число мутовок, об-

## ТАБЛИЦА 1

Количественные показатели онтогенетических состояний и уровней жизненности *Lilium martagon* L. (надземная часть)

| Уровень жизненности | Высота надземного побега, см | Число листьев | Длина листовой пластинки, см* | Ширина листовой пластинки*, см | Число жилок | Число мутовок | Максимальное число листьев в мутовке | Максимальная длина междоузлия, см | Длина соцветия, см | Число цветков в соцветии | Число созревших коробочек, % | Число семян в коробочке | Число жизнеспособных семян в коробочке |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | Ювенильное состояние | | | | | | | |
| 1 | 5.0—13.6 | 1 | 3.0—10.0 | 1.0—2.0 | 3 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 2 | 2.5—4.9 | 1 | 1.5—2.9 | 0.3—0.9 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | | | | | | Имматурное состояние | | | | | | | |
| 1 | 15.0—23.5 | 1—2 | 10.0—17.5 | 3.6—5.4 | 7—9 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 2 | 10.5—14.0 | 1 | 6.5—9.0 | 2.3—3.5 | 5 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | | | | | | Виргинильное состояние | | | | | | | |
| 1 | 40.0—70.0 | 21—38 | 7.0—16.2 | 1.2—4.6 | 7—9 | 4—6 | 10—15 | 10.0—15.0 | — | — | — | — | — |
| 2 | 20.0—39.0 | 10—20 | 6.5—16.0 | 0.8—6.2 | 7—9 | 2—3 | 5—9 | 4.0—9.0 | — | — | — | — | — |
| 3 | 12.0—19.0 | 4—9 | 6.5—12.0 | 0.8—3.8 | 7—9 | 1 | 3—4 | 0.0—3.0 | — | — | — | — | — |
| | | | | | | Генеративное состояние | | | | | | | |
| 1 | 135.0—175.0 | 40—57 | 6.8—19.7 | 1.4—4.5 | 7—9 | 6—10 | 9—16 | 10.0—19.0 | 27.0—43.0 | 7—10 | 100 | 145—180 | 90—140 |
| 2 | 100.0—134.0 | 20—39 | 7.5—16.0 | 1.4—4.6 | 7—9 | 3—5 | 5—16 | 8.0—19.0 | 10.0—26.0 | 4—6 | 70 | Нет данных | |
| 3 | 73.0—99.0 | 16—19 | 8.0—16.0 | 1.5—3.9 | 7—9 | 1—2 | 3—16 | 8.0—19.0 | 0—9.0 | 1—3 | 60 | » | » |

Примечание. * Длина и ширина листовой пластинки измерены у ювенильных особей по единственному листу, у имматурных — по единственному или более крупному, у виргинильных и генеративных — по двум листьям в каждой мутовке.

щее число листьев, максимальное число листьев в мутовке, максимальная длина междоузлия; у генеративных особей: высота надземного побега, число мутовок, общее число листьев, длина соцветия, число цветков, число созревших коробочек. Экспертное разделение особей на группы по уровням жизненности подтверждено с помощью дискриминантного анализа (Смирнов и др., 2006). К жизнеспособным отнесены семена, у которых в проходящем свете просматривался предзародыш.

## Результаты исследований и их обсуждение

### Онтогенетические состояния *Lilium martagon*

### *I. Латентный период*

**Семена** — тонкие пластинки неправильной треугольной формы с округлым краем, 7.0—9.5 мм дл., 6.0—8.5 мм шир., 0.5—1.0 мм толщ.; окаймлены крылаткой. Ко времени высыпания семян из коробочек они состоят из семенной кожуры светло-коричневого цвета, эндосперма и линейного или слабо согнутого недифференцированного на органы зародыша, занимающего по отношению к эндосперму центральное положение. Недоразвитие зародыша к моменту созревания семян и невозможность их прорастания сразу после дифференциации зародыша обусловлены морфофизиологическим типом покоя семян (Баранова, 1990, 1999; Немченко, 1993).

### *II. Прегенеративный период*

**Проростки** подробно изучены М. В. Барановой (1990, 1999) и Э. П. Немченко (1993) в культуре. Они формируются в результате подземного прорастания семян и состоят из первичного корня, короткого гипокотиля и семядоли, в основании которой находится зародышевая почечка. Сразу после прорастания семени проросток формирует маленькую луковицу и первый год ведет подземный образ жизни. На второй год весной на поверхность почвы выходит первый простой цельный лист, широко ланцетный с заостренной верхушкой и скругленным основанием (длина пластинки 0.8—2 см). Жилкование листа сетчатое. В исследованных ценопопуляциях проростки не обнаружены.

**Ювенильное состояние.** Отмирание семядоли знаменует переход проростков в новое онтогенетическое состояние (рис. 1). Побег возобновления ювенильных растений розеточный; на нем формируются один ассимилирующий и 3—5 низовых листа. Форма листовой пластинки обратнояйцевидная. Влагалище ассимилирующего листа разрастается и участвует в формировании молодой луковицы, поэтому луковица принадлежит к смешанному типу (Игнатьева, Андреева, 1993). Луковица в это время в поперечном сечении имеет треугольную форму (рис. 2). Высота луковицы 0.8—1.3 см. Почка возобновления расположена на вершине донца луковицы, нарастание побега моноподиальное (рис. 1). Емкость почки возобновления[1] в первую половину вегетационного сезона составляла 3—4 зачатка: 2—3 зачатка низовых листьев и 1—2 примордиальных листа[2] (рис. 2). От донца луковицы отходят 4—7 придаточных корней, некоторые — с признаками контрактильности (рис. 1).

---

[1] Емкость почки возобновления — термин Т. И. Серебряковой, 1971.

[2] Термины: листовой зачаток и примордиальный лист приводятся в понимании И. Г. Серебрякова, 1952.

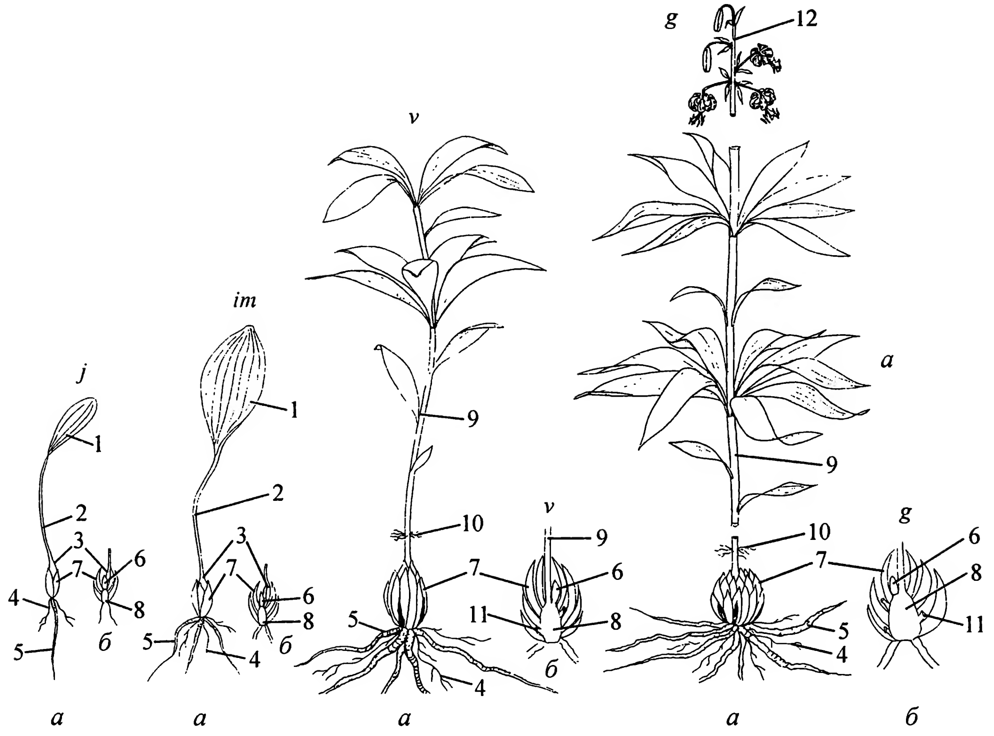


Рис. 1. Строение луковиц во время различных онтогенетических состояний *Lilium martagon* L.

*а* — онтогенетические состояния, *б* — продольные срезы луковиц особей разных онтогенетических состояний. *j* — ювенильное состояние, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g* — генеративное. *1* — листовая пластинка, *2* — черешок, *3* — влагалище ассимилирующего листа, *4* — придаточные корни, *5* — контрактильные корни, *6* — почка возобновления, *7* — чешуи, *8* — донце луковицы, *9* — удлиненная часть побега, *10* — надлуковичные (стеблевые) корни, *11* — остатки удлиненных частей побегов разных лет, *12* — соцветие.

Ювенильные особи разной жизненности отличаются высотой надземного побега, размерами листовой пластинки (табл. 1). Кроме того, у особей пониженной жизненности ассимилирующий лист слабо дифференцирован и имеет только 1 центральную жилку, в то время как у особей нормальной жизненности присутствуют слабо заметные боковые жилки (табл. 1). Особи разной жизненности характеризуются разными перспективами дальнейшего развития. Растения пониженной жизненности не способны перейти в следующее онтогенетическое состояние и отмирают. Растения нормальной жизненности успешно вегетируют и быстро переходят в имматурное состояние.

**Имматурные** растения отличаются от ювенильных формой листовой пластинки (она становится широколанцетной), более ее крупными размерами с хорошо заметными боковыми жилками, бо́льшим числом запасающих чешуй и придаточных корней, наличием контрактильных корней (рис. 1, табл. 1, 2). Луковица имматурного растения еще относится к смешанному типу. В поперечном сечении она имеет неправильную четырехугольную форму (рис. 2), в высоту достигает 2.1—2.5 см и состоит уже из влагалищ 1—2 ассимилирующих и 6—8 низовых листьев. Почки возобновления имматурных особей, как и у ювенильных, располагаются на вершине донца, и нарастание побега сохраняется моноподиальным (рис. 1). Исследованные особи по емкости почек возобновления разделены на 2 группы. У особей первой группы емкость почки возобновления составляла 5 зачатков (3 зачатка ни-

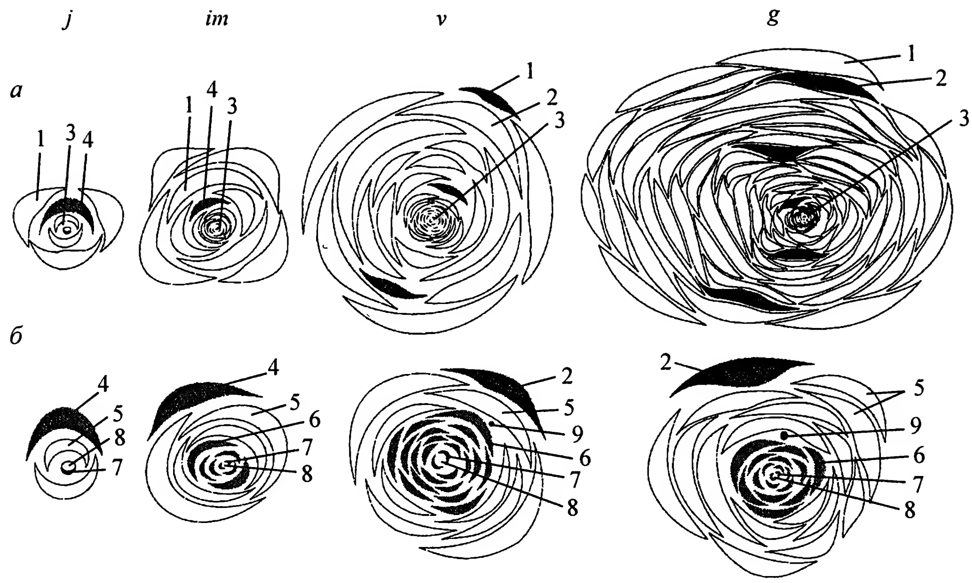


Рис. 2. Строение луковиц и почек возобновления *Lilium martagon* L. разных онтогенетических состояний.

Поперечные срезы: *а* — луковиц; *б* — почек возобновления. Онтогенетические состояния: *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g* — генеративное. *1* — чешуи, *2* — остатки удлиненных частей побегов разных лет, *3* — дочерняя почка возобновления, *4* — влагалище ассимилирующего листа, *5* — зачатки низовых листьев, *6* — зачатки срединных листьев, *7* — листовые примордии, *8* — конус нарастания, *9* — зачаток внучатой почки возобновления.

зовых листьев и 2 — примордиальных), второй группы — 10—12 (3—4 зачатка низовых, 5—6 зачатков срединных листьев и 1—2 примордиальных листа) (рис. 2). Таким образом, почка возобновления второй группы особей содержит зачаточный удлиненный побег, и, следовательно, в следующий вегетационный сезон эти растения перейдут в новое онтогенетическое состояние, виргинильное. Четкой корреляции между емкостью почки возобновления, размерами листовой пластинки и числом жилок не установлено. В следующее онтогенетическое состояние способны перейти только особи нормальной жизненности.

Переход в **виргинильное состояние** связан с изменением структуры побега. С этого времени ежегодно у виргинильных особей, так же как и у взрослых генеративных растений, образуется моноциклический побег. Он состоит из двух частей: укороченной подземной и удлиненной надземной (рис. 1). Укороченная часть побега представляет собой часть донца луковицы, на которой располагаются чешуи данного годичного побега. Продолжительность жизни этой части побега — несколько лет. Удлиненная надземная часть несет ассимилирующие листья и живет один вегетационный период. С появлением удлиненного побега нарастание растения становится симподиальным. Луковица *L. martagon* состоит из укороченных частей нескольких последовательно развивающихся моноциклических побегов, границами между которыми служат остатки удлиненных частей побегов (рис. 2). Размеры виргинильной луковицы по сравнению с имматурной увеличиваются (табл. 1); в поперечном сечении она приобретает округлую форму (рис. 2) и состоит из 14—61 низовых листьев (чешуй, или катафиллов) (табл. 2). Помимо низовых листьев в луковице еще возможно формирование срединных листьев, что является в своем роде признаком ювенильности. Почка возобновления содер-

## ТАБЛИЦА 2

Количественные показатели онтогенетических состояний и уровней жизненности *Lilium martagon* L. (подземная часть)

| Уровень жизненности | Высота луковицы, см | Диаметр луковицы, см | Число корней |  | Число чешуй | Число влагалищ срединных листьев | Число остатков удлиненных побегов | Почка возобновления |  |  | Число пазушных почек | Число придаточных почек | Число зачатков пазушных почек | Число зачатков придаточных почек |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
|  |  |  | придаточных | контрактильных |  |  |  | число зачатков низовых листьев | число зачатков срединных листьев | число листовых примордиев |  |  |  |  |
| Ювенильное состояние |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| 1 | 1.3 | 0.5 | 5—7 | 0—1 | 5 | 1 | — | 3 | — | 1—2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | 0.8—1.2 | 0.4—0.5 | 4—5 | 0—1 | 3—4 | 1 | — | 2 | — | 1—2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Имматурное состояние |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| 1 | 2.3—2.5 | 0.9—1.0 | 4 | 4—8 | 6 | 1—2 | — | 3—7 | 0—6 | 1—2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | 2.1 | 1.2 | 4 | 9 | 8 | 1 | — | 4 | 0—6 | 1—2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Виргинильное состояние |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| 1 | Нет данных |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| 2 | 4.4 | 3.3 |  | 25 | 61 | 0 | 4 | 15 | 31 | 2—3 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | 2.7—3.3 | 1.4—2.0 |  | 11—19 | 13—16 | 0 | 3 | 6—8 | 9—18 | 1—2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Генеративное состояние |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| 1 | 4.3—5.3 | 3.7—4.5 |  | 19—25 | 65—69 | — | 5—6 | 15 | 16 | 2—3 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | Нет данных |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| 3 | 3.3—3.4 | 1.8—2.3 |  | 16—19 | 14—26 | — | 2—4 | 13—14 | 18—21 | 2—3 | 0 | 2 | 0 | 2 |

жит 6—15 зачатков низовых и 9—31 зачатка срединных листьев (табл. 2, рис. 2). У основания зачатка удлиненного побега в виде меристематического бугорка просматривается зачаток почки возобновления будущего года — внучатая почка возобновления (Баранова, 1990).

По сравнению с имматурными растениями у виргинильных увеличивается число контрактильных корней (табл. 2). Кроме этого, в подземной части стебля, над луковицей, формируются особый вид придаточных корней — стеблевые, или надлуковичные (Баранова, 1990). Они играют важную роль в питании растения, а также выполняют опорную функцию, поддерживая удлиненную часть побега.

Стебель зеленый, голый или короткошероховатый. Высота надземного побега в зависимости от уровня жизненности составляет 12—70 см. Листья взрослого типа ланцетной формы, однако размеры листовой пластинки остаются прежними (табл. 1). Листорасположение мутовчатое, но несколько листьев может располагаться ниже и (или) выше уровня мутовок. Число мутовок и число листьев в мутовках варьирует в зависимости от уровня жизненности (табл. 1). Только особи нормальной и повышенной жизненности успешно вегетируют и способны перейти в генеративное состояние.

## *III. Генеративный период*

В генеративном периоде выделено одно онтогенетическое состояние, генеративное, в связи с тем, что *L. martagon* относится к вегетативным малолетникам. У таких видов луковицы в течение жизни обновляются много раз и относительно быстро; у них практически невозможно отделить особи низкой жизненности от старых и стареющих особей, поскольку при изменении жизненности возможна реверсия в предыдущее онтогенетическое состояние (Смирнова, 1987). В связи с этим генеративные особи подразделены только по уровням жизненности (табл. 1).

Переход в **генеративное** состояние происходит, когда из апикальной меристемы почки возобновления формируется терминальное соцветие — открытая кисть с 2—10 цветками (рис. 1). Бутоны и прицветники паутинно-опушенные. Околоцветник чалмовидный, 3.5—4.5 см в диам., от светло- до темно-розового цвета с темно-вишневыми пятнами; листочки околоцветника коротколанцетные. Цветение начинается с конца июня и длится около 10 дней. Плод — обратнояйцевидная усеченная коробочка, содержащая 145—180 семян, из которых 60—80 % жизнеспособные (табл. 1).

Высота надземного побега больше, чем у особей предыдущего состояния (табл. 1). Как и у виргинильных особей, в основании стебля формируются надлуковичные корни. Число мутовок и облиственность побега значительно варьируют по уровням жизненности (табл. 1). Листья ланцетной формы, иногда клиновидно-суженные к основанию, голые, размеры листовой пластинки схожи с таковыми у виргинильных особей (табл. 1). Иногда мутовки выражены нечетко, и листорасположение можно назвать ложномутовчатым, что связано с нарушением ритма заложения листовых зачатков (Баранова, 1990). Выяснение причины этого нарушения требует проведения дополнительных исследований. Луковица яйцевидная, слабоскошенная за счет косоортотропного роста, в поперечном сечении овальная (рис. 2). Размеры генеративной луковицы по сравнению с виргинильной увеличиваются (табл. 2). С переходом растений к цветению в формировании луковицы участвуют только ланцетные золотисто-желтые катафиллы (14—69 шт., рис. 2). Присутствие в луковице влагалищ ассимилирующих листьев говорит о том, что некоторое время назад рассматриваемая особь была виргинильной. Почки возобновления в первую половину вегетационного периода содержали около 15 зачатков низовых, 16 зачатков срединных листьев и не менее 2 листовых примордиев (рис. 2). У основания зачатка удлиненной части побега к этому времени закладывается внучатая почка возобновления в виде меристематического бугорка.

Растения в генеративном периоде могут цвести не каждый год. Они отнесены к группе **временно нецветущих** (*$g_n$*) и обычно развиваются на следующий год после усиленного цветения и плодоношения особей. Об их принадлежности к генеративному периоду свидетельствуют прошлогодние сухие генеративные побеги. Длительность перерыва в цветении обычно составляет один год, но может быть и более продолжительной, если особь не успевает восстановить запас пластических веществ.

Растения разного уровня жизненности отличаются дальнейшим развитием. Особи пониженной жизненности находятся в угнетенном состоянии и могут переходить в состояние временно нецветущих. Растения повышенного уровня жизненности успешно вегетируют, плодоносят, способны долго удерживать занятую территорию. Растения нормальной жизненности занимают промежуточное положение и, как правило, составляют основную часть популяции.

### *IV. Постгенеративный период*

**Сенильное состояние.** В исследованных ценопопуляциях сенильные особи *L. martagon* найдены только в составе компактных клонов. У них, как у виргинильных особей, есть удлиненные побеги, но почка возобновления в луковице отсутствует.

Анализ литературных данных (Jacis, 1965; Баранова, 1990, 1999; Немченко, 1993) показывает, что длительность пребывания особей *L. martagon* в ювенильном и имматурном состоянии составляет в совокупности 3—4 года, в виргинильном — также 3—4 года; генеративный период при благоприятных условиях измеряется десятками лет.

Растения, выращенные в культуре, могут отличаться от особей, произрастающих в природных условиях, по ряду биометрических показателей и продолжительности некоторых фенофаз. Так, луковица генеративных особей может в культуре достигать значительно бóльших размеров (до 7 см), чем в природе (табл. 2), число цветков может увеличиться до 50 (Баранова, 1990), а цветение продолжаться 15—18 дней (Jacis, 1965). Кроме того, в условиях культуры было выявлено, что ежегодно у генеративного растения образуется и отмирает постоянное число чешуй, и таким образом луковица не меняет свои размеры (Баранова, 1990). У особей, вегетативно размножающихся в природе, число чешуй не постоянное.

## Вегетативное размножение

Особи *L. martagon* способны формировать в луковице пазушные и придаточные почки. По мере их развития и заложения в луковице новых почек происходит вегетативное размножение, т. е. отделение дочерних луковиц от материнской. В результате образуется компактный клон, который «представляет собой совокупность всех следующих друг за другом вегетативных потомков одной материнской особи, развившейся из семени» (Коровкин, 2005 : 261). Пазушные почки закладываются в пазухах молодых листовых примордиев почки возобновления. Придаточные почки образуются на разных частях уже сформированных катафиллов. Па-

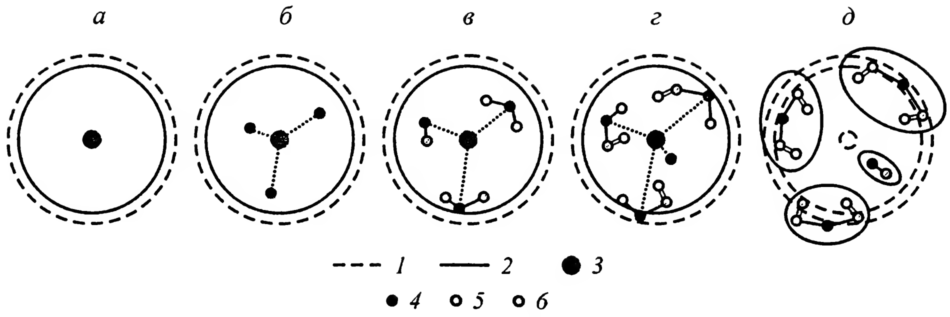


Рис. 3. Схема развития компактного клона *Lilium martagon* L.

*а* — материнская луковица в исходном состоянии, *б*—*д* — этапы развития компактного клона (пояснения см. в тексте). *1* — ежегодно отмирающая часть чешуй луковицы; *2* — граница луковицы, обусловленная постоянным образованием новых чешуй; *3* — почка возобновления материнской особи; *4*—*6* — пазушные, придаточные почки, луковицы дочерних особей: *4* — первой генерации, *5* — второй генерации, *6* — третьей генерации. Во избежание загромождения рисунка почки и развивающиеся из них луковицы обозначены одинаково.

зушные и придаточные почки могут закладываться в луковицах имматурных растений, но наиболее интенсивно они образуются у виргинильных и генеративных особей.

Развитие компактного клона *L. martagon* представлено на рис. 3. **Неветвящаяся материнская луковица** взрослой особи (виргинильной или генеративной) в исходном состоянии изображена на рисунке 3, *а*.

**Первый этап** развития компактного клона — **начало ветвления материнской луковицы**, т. е. формирование в ней боковых дочерних побегов (рис. 3, *б*). Он начинается, когда в материнской луковице закладываются зачатки пазушных и (или) придаточных почек (в наших исследованиях — до 5). В культуре у взрослой генеративной особи ежегодно образуется и отмирает постоянное число чешуй, за счет чего луковица не меняет свои размеры. В природных условиях с началом заложения пазушных и придаточных почек у взрослой материнской особи число ежегодно образуемых чешуй в ее почке возобновления может уменьшиться. Однако за счет развития почек, размеры луковицы практически не уменьшаются.

**Второй этап — ветвление материнской и дочерних луковиц**, т. е. образование в материнской луковице почек и луковиц дочерних особей разных генераций (рис. 3, *в*). В дочерних луковицах начинают закладываться пазушные и придаточные почки. Развитие этих почек приводит к формированию луковиц, которые по отношению к материнской будут уже являться внучатыми.

**Третий этап — начало образования клона**, т. е. **отделение периферических частей материнской луковицы** (рис. 3, *г*). В материнской, дочерних и внучатых луковицах продолжается образование пазушных и придаточных почек. Материнская луковица на этом этапе включает дочерние и внучатые луковицы, а также пазушные и придаточные почки не менее трех генераций. Например, материнская луковица виргинильной особи на этом этапе включает луковицы 1 имматурной и 1 виргинильной дочерних особей; 3 пазушных, 4 придаточных почки и зачаток 1 придаточной почки первой генерации; 5 придаточных почек второй генерации и 1 пазушную почку третьей генерации. Такая луковица имеет в поперечном сечении овальную форму и может достигать 2.4 см дл. и 2.0 см шир.

Ежегодно материнская луковица за счет почки возобновления пополняется новыми чешуями, а чешуи прошлых лет со всеми сформированными на них или в их пазухах структурами отодвигаются к периферии. По мере истощения внешние чешуи отмирают, а связанные с ними дочерние и внучатые луковицы начинают самостоятельное существование.

**Четвертый этап — образование компактного клона** (рис. 3, *д*). Когда число луковиц дочерних и внучатых особей, а также пазушных и придаточных почек разных генераций достигнет определенного предела, ограниченного онтогенетическим состоянием, размерами и запасом питательных веществ материнской луковицы, почка возобновления в ней не закладывается. Сформированные дочерние луковицы после отмирания материнских чешуй начинают существовать самостоятельно; образуется компактный клон.

Четыре этапа развития компактного клона описаны у генеративных, виргинильных и, как исключение, у имматурных растений. В последнем случае размеры материнской луковицы, а также число пазушных и придаточных почек, дочерних и внучатых луковиц значительно меньше. Если вегетативное размножение начинается у имматурных особей, то вероятность перехода материнского растения в генеративное состояние небольшая и обусловлена большой тратой пластических веществ на развитие пазушных и придаточных почек.

## Заключение

Исследования *L. martagon* в естественных сообществах позволили выявить биоморфологические изменения особей, происходящие в онтогенезе. В ходе развития растений меняются нарастание побега (с моноподиального на симподиальное), форма листовой пластинки (от обратнояйцевидной до ланцетной), форма луковицы (от треугольной до овальной) и ее размеры (диаметр увеличивается в 9 раз, высота — в 6.5 раз); увеличивается число жилок (от 1 до 9), контрактильных корней (от 1 до 25); появляются репродуктивные органы. Последовательные этапы развития осуществляются на разных уровнях жизненности. Каждый уровень жизненности отражает состояние особи на момент исследования, а также различные перспективы дальнейшего развития особей. Растения пониженной жизненности угнетены и не способны перейти в следующее онтогенетическое состояние. Особи нормальной жизненности составляют основную часть популяции. Они, как правило, проходят все этапы онтогенеза. Растения повышенного уровня жизненности успешно вегетируют, плодоносят, способны долго удерживать занятую территорию и характеризуются ускоренным развитием.

Установлены особенности вегетативного размножения *L. martagon* в природных условиях. Оно возможно за счет способности особей формировать в луковице пазушные и придаточные почки. Вегетативное размножение происходит в результате распада исходной материнской луковицы, когда число дочерних и внучатых луковиц, пазушных и придаточных почек разных генераций достигнет определенного предела, ограниченного онтогенетическим состоянием, размерами и запасом питательных веществ материнской луковицы. Тогда почка возобновления в ней не закладывается, а сформированные пазушные и придаточные почки первой генерации и дочерние луковицы после отмирания материнских чешуй оказываются свободными — образуется компактный клон, состоящий из вегетативных особей нескольких поколений. Вегетативное размножение не мешает цветению и формированию плодов и семян у генеративных и виргинильных растений, однако препятствует образованию генеративных побегов у имматурных особей.

## Благодарности

Автор выражает благодарность О. В. Смирновой, Н. И. Шориной и М. В. Барановой за ценные советы и сделанные замечания. За помощь в статистической обработке данных автор благодарит В. Э. Смирнова.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Баранова М. В.* Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1308—1320.

*Баранова М. В.* Онтогенез видов рода *Lilium* (*Liliaceae*) и его закономерности // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1689—1700.

*Баранова М. В.* Лилии. Л., 1990. 384 с.

*Баранова М. В.* Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). СПб., 1999. 229 с.

*Воронцова Л. И.* и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

*Заугольнова Л. Б.* и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 236 с.

*Игнатьева И. П., Андреева И. И.* Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных. М., 1993. 172 с.

*Коровкин.* Закономерности онтогенеза клонов столонообразующих растений. М., 2005. С. 261.

*Красная* книга Брянской области. Растения / Сост. О. И. Евстигнеев, Ю. П. Федотов, Н. Н. Панасенко и др. Брянск, 2004. 272 с.

*Красная* книга Пензенской области. Т. 1: Грибы и сосудистые растения / Сост. А. И. Иванов, Л. А. Новикова, А. А. Чистякова и др. Пенза, 2002. 160 с.

*Немченко Э. П.* Лилия кудреватая // Биологическая флора Московской области. М., 1993. Вып. 9. Ч. 1. С. 32—41.

*Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465—483.

*Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.

*Серебрякова Т. И.* Морфогенез растений и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.

*Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В.* Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюл. МОИП. Сер. Биологическая. 2006. Т. 111. № 2. С. 34—47.

*Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 208 с.

*Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 17—29.

*Lacis J. Lilium martagon* of Soviet Russia and Soviet Latvia //The Lily Year Book. 1965. N 28. P. 56—60.

*Kedra M., Bach A.* Morphogenesis of *Lilium martagon* L. Explants in Callus Culture // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 2005. Vol. 47. N 1. P. 65—73.

## SUMMARY

The ontogenesis of *Lilium martagon* in natural conditions is described. During plant development the shoot structure, leaf shape, bulb shape and bulb size change; vein number and root number increase; reproductive organs appear. Vitality levels are distinguished for each ontogenetic state. Every vitality level corresponds to different prospects of further development of individuals. The vegetative propagation features are established. A compact clone forms due to development of axillary or adventitious buds. It consists of vegetative individuals of several generations. The stages of the compact clone development are described. Vegetative propagation is possible at the early stages of ontogenesis.

УДК 581.9 : 582.594.2 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

© И. В. Блинова

# ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ОРХИДНЫХ И ИХ ДИНАМИКА НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ В ЕВРОПЕ

## I. V. BLINOVA. NUMBER OF INDIVIDUALS AND DYNAMICS OF ORCHID POPULATIONS AT THE NORTHERN LIMIT OF THEIR DISTRIBUTION IN EUROPE

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
184256 Кировск, Мурманская обл., Россия
E-mail: ilbli@yahoo.com

Поступила 23.03.2006
Окончательный вариант получен 01.07.2008

Приведены материалы по динамике и численности 40 популяций 16 видов сем. *Orchidaceae* на северной границе их распространения в Европе (Мурманская обл.) в 1992—2006 гг. Отмечены демографические особенности в популяциях видов разных жизненных форм.

Ключевые слова: *Orchidaceae*, Мурманская обл., северная граница ареала, динамика популяций.

Методика IUCN оценки статуса редких и исчезающих видов растений включает оценку численности популяций и статистический прогноз их развития на основе анализа многолетних данных по динамике численности (IUCN, 1994, 2001). Этот критерий, являющийся одним из наиболее информативных для многих видов растений, не всегда используется при оценке популяций орхидных даже в Западной Европе, где ведется подробный учет видов в пределах квадратов 50 × 50 км. Причина заключается в дефиците данных по редким видам растений. Число наземных видов орхидных может оцениваться, по меньшей мере, в 4 тыс. из 19—25 тыс. видов всего сем. *Orchidaceae* (Atwood, 1986; Татаренко, 1996; Dressler, 1996; Delforge, 2002; Genera Orchidacearum, 2003). Т. Куль, сделавшая обзор работ по динамике популяций орхидных умеренных широт, выявила, что всего для 67 видов имеются, по меньшей мере, трехгодичные исследования (Kull, 2002): 13 из них — исключительно североамериканские виды, 19 — средиземноморские, 3 — дальневосточные. Только для некоторых видов имеются данные, приведенные более чем одним автором. Почти все работы анализируют демографию, как правило, единственной популяции. Единая методика часто отсутствует, что связано, с одной стороны, с биологическими особенностями изучаемой группы растений — редкостью и трудностью нахождения многих орхидных в природе, их своеобразным жизненным циклом, связанным с микотрофией (некоторые виды — облигатно микотрофные) и многообразием их жизненных форм, с другой — со спецификой анализа демографии растений — многолетним сбором первичных данных (известны единичные работы, основанные на 10-летних исследованиях). Так, согласно статистической оценке, 70 % данных по мониторингу популяций орхидных опубликовано после 1985 г. (Vanhecke, 1994). Настоящий период можно охарактеризовать как накопительный в популяционной биологии орхидных, и увеличение числа работ сделает в конечном итоге и методику более универсальной. Наиболее изученным в этом отношении является *Cypripedium calceolus*[1] и, как результат, — более совершенная методика и более глубокое знание функционирования популяций этого вида.

За последние 30 лет в России накоплен значительный материал по изучению популяций отдельных видов орхидных. Самыми длительными с 1977 г. являются исследования динамики численности популяций *Platanthera bifolia* и *Dactylorhiza*

---

[1] Названия видов орхидных приведены по С. К. Черепанову (1995).

*fuchsii* в Московской обл. (Вахрамеева, Денисова, 1983, 1988; Вахрамеева, 2000, 2006). Обзор 33 видов орхидных разных жизненных форм с данными по численности популяций и характеристикой их возрастных спектров сделан в разных географических областях России, прежде всего в Московской и Архангельской областях, на Кавказе и в Приморье (Татаренко, 1996). Для 12 видов орхидных, бóльшая часть которых дальневосточные, приведены популяционные коэффициенты, оценивающие погодичную динамику, пространственную структуру, сезонную динамику, плотность и тип возрастного спектра (Tatarenko, Vakhrameeva, 2001). Это первая в России попытка обобщить демографические данные по популяциям этих видов. Однако в статье нет первичных данных, по которым рассчитывались приведенные коэффициенты.

Работы по демографии северных популяций малочисленны, и число изученных видов невелико. Так, популяции *Cypripedium calceolus* и *Calypso bulbosa* обследованы в Кандалакшском заповеднике (Воробьева, Москвичева, 1987; Воробьева, Панарин, 1994), а *Epipactis atrorubens* — в Хибинских и Ловозерских горах (Похилько, 1993). 3-летняя динамика популяций корнеклубневых видов орхидных проанализирована на нарушенных местообитаниях (Блинова, 2001), а 7-летняя динамика корневищных видов, на примере *Cypripedium calceolus*, — в естественных местообитаниях в центральной части Мурманской обл. (Blinova, 2002).

Цель работы — изучение состояния популяций орхидных на северной границе их распространения, включающее оценку численности популяций и сравнение их погодичной динамики у видов разных жизненных форм в различных местонахождениях.

## Характеристика района исследования

Мурманская обл. (66—70° с. ш.) находится в атлантико-арктической климатической зоне умеренного пояса (Яковлев, 1961). Бóльшая часть ее территории расположена севернее Полярного круга. Однако влиянием теплого морского течения Гольфстрим обусловлен относительно мягкий климат по сравнению с районами Крайнего Севера, расположенными восточнее Кольского п-ова. Это определяет развитие в регионе преимущественно лесной растительности (сосновых и еловых лесов), сменяющейся при продвижении на север и с увеличением высоты местности березовыми криволесьями, кустарничковыми и лишайниковыми тундрами (Цинзерлинг, 1934; Regel, 1935; Мишкин, 1953; Раменская, 1983; Koroleva, 1994). Рельеф территории Мурманской обл., геоморфологически являющейся частью Балтийского щита, в целом понижается с северо-запад на юго-восток (Стрелков, 1973). Но наиболее высокие горные системы — Хибинские и Ловозерские горы — расположены в центральной части области. Их высота достигает 1100—1200 м над ур. м., и для них характерны плоские вершины (Стрелков и др., 1976).

Среднегодовая температура воздуха на территории Мурманской обл. колеблется от 0 °С на побережье Баренцева и Белого морей до –2 °С в центральной части и в горных районах. Подобным образом изменяются и среднемесячные температуры января (от –8 до –13 °С) и июля (от 8 до 13 °С). Период вегетации в среднем длится с июня по сентябрь. Среднегодовое количество осадков также неодинаково в разных районах области. Годовая сумма осадков варьирует от 800—1200 мм в горных районах до 500—800 мм на большей части равнинной территории (Яковлев, 1961; Яковлев, Козлова, 1971).

## Материал и методика

Объектами исследования были выбраны 16 видов орхидных, характеризующиеся разными жизненными формами (табл. 1). Всего в Мурманской обл. произрастет 18 представителей сем. *Orchidaceae* (Blinova, 2005), из которых *Chamorchis alpina* известен только по литературным данным (Fellman, 1831; Hulten, 1950; Орлова,

ТАБЛИЦА 1

Характеристика популяций 16 видов орхидных разных жизненных форм в Мурманской обл.

| Вид | Код популяций | Годы | Местонахождение | Сообщество | Тип популяции | Учетная площадь | Число и размеры площадок | Средняя численность популяции | Средняя плотность популяции на 1 м$^2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Корневищные виды | | | | | | | | | |
| *Cypripedium calceolus* L. | cc_1 | 1992—2004 | ЮВ окраина г. Апатиты | Сосново-березовый лес с можжевельником травяно-кустарничковый | Локальная | 10 × 10 м$^2$ | 12 популяционных локусов на 100 м$^2$ | 243 | 2.43 |
| | cc_2 | То же | г. Апатиты, окр. экспериментального участка ПАБСИ | Елово-березовый лес с можжевельником, жимолостью травяно-кустарничковый | » | 10 × 10 м$^2$ | 5 популяционных локусов на 100 м$^2$ | 204 | 2.04 |
| | cc_3 | » » | БВ окраина г. Апатиты | Елово-березовый лес кустарничково-травяной | » | » | 3 популяционных локуса на 100 м$^2$ | 24 | 0.24 |
| | cc_4 | 2000—2004 | Ю-ЮВ окраина г. Апатиты | Сосново-березовый лес кустарничково-травяной | » | » | 4 популяционных локуса на 100 м$^2$ | 112 | 1.12 |
| *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess | eatr_1 | 2004—2006 | Хибинские горы, ЮВ склон горы Вудъяврчорр | Горный березовый лес травяной | » | 17 × (10 × 10) м$^2$ | 17 площадок 100 м$^2$;<br>10 × 0.5 м$^2$ | 110<br>26 | 0.07<br>5.2 |
| *Goodyera repens* (L.) R. Br. | gr_1 | 1995, 2004 | ЮВ окраина г. Апатиты | Березовый лес травяно-кустарничковый | Континуальная | 10 × 10 м$^2$ | 2 × 0.5 м$^2$<br>2 м$^2$ | 215<br>386 | 215<br>193 |
| | gr_2,<br>gr_3 | 2004 | г. Апатиты, окр. экспериментального участка ПАБСИ | Елово-березовый лес с можжевельником, жимолостью травяно-кустарничковый | » | 10 × 10 м$^2$ | 10 × 0.5 м$^2$<br>2 × 0.5 м$^2$ | 98<br>370 | 19.6<br>370 |
| | gr_3 | 1993 | Гора Калкупя, 30 км южнее пос. Никеля | Кустарничковая тундра | » | » | 1 м$^2$ | 29 | 29 |
| | gr_4 | 1994 | Левый берег р. Гольцовки, З Хибины | Еловый лес зеленомошный | » | » | » | 91 | 91 |

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
|  | gr_5 | » | Левый берег притока р. Гольцовки, З Хибины | Елово-березовый лес зеленомошно-кустарничковый | » | » | 5 м$^2$ | 342 | 68.4 |
|  | gr_6 | » | Долина оз. Щучьего, на юг от оз. Умбозеро | То же | » | » | 1 м$^2$ | 32 | 32 |
| *Listera cordata* (L.) R. Br | lc_1 | 2004 | ЮВ окраина г. Апатиты | Березовый лес травяно-кустарничковый | » | 5 × 5 м$^2$ | 5 × 0.5 м$^2$ | 42 | 16.8 |
|  | lc_2 | » | 2 км на восток от г. Апатиты, около горы Огородная | Еловый лес зеленомошный | » | » | 2 × 0.5 м$^2$ | 18 | 18 |
| *Listera ovata* (L.) R. Br. | lo_1 | 1998—2004 | ЮВ окраина г. Апатиты | Сосновый лес с ольхой и ивой кустарничково-травяной | Локальная | 10 × 10 м$^2$ | 10 × 0.5 м$^2$ | 39 | 7.8 |
|  | lo_2 | 2001—2004 | 3 км на восток от г. Апатиты | Сосновый лес с ольхой и елью кустарничково-травяной | » | » | 10 × 1 м$^2$ | 41 | 4.1 |
|  | lo_3 | 2004 | 4 км на восток от г. Апатиты | Сосновый лес зеленомошно-кустарничково-травяной | » | 5 × 5 м$^2$ | 5 × 0.5 м$^2$ | 9 | 3.6 |
|  |  |  |  | Коралловиднокорневищные виды |  |  |  |  |  |
| *Epipogium aphyllum* Sw. | eaph_1 | 1995—2004 | ЮВ окраина г. Апатиты | Березовый лес с можжевельником и ивой кустарничково-травяной | » | 5 × 5 м$^2$ | 5 м$^2$ | 6 | 1.2 |
|  | eaph_2 | 1994, 2004 | Долина оз. Щучьего, на юг от оз. Умбозеро | Елово-березовый лес травяной | Континуальная | 10 × 10 м$^2$ | 5 м$^2$ | 7 | 1.4 |
| *Corallorrhiza trifida* Chatel. | ct_1 | 2004—2006 | Окр. г. Апатиты в направлении пос. Молодежный | Вторичный березовый лес с ивой травяной | » | 5 × 5 м$^2$ | 5 × 0.5 м$^2$ | 18 | 3.6 |
|  |  |  |  | Корнеклубневые виды |  |  |  |  |  |
| *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. | cv_1 | 1992—2004 | ЮВ окраина г. Апатиты | Елово-березовый лес травяно-кустарничковый | » | 10 × 10 м$^2$ | 10 × 0.5 м$^2$ | 61 | 12.2 |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Вид | Код популяций | Годы | Местонахождение | Сообщество | Тип популяции | Учетная площадь | Число и размеры площадок | Средняя численность популяции | Средняя плотность популяции на 1 м$^2$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. | cv_2 | 1992—1996 | Хибинские горы, подножие горы Кукисвумчорр | Еловый лес кустарничковый (черничник) | Континуальная | 10 × 10 м$^2$ | 5 × 0.5 м$^2$ | 25 | 10 |
| *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó | di_1,<br>di_1a | 2001—2006 | Окр. г. Апатиты в направлении горы Огородная | Осоково-пушицевое болото | » | » | 1 — 5 × 0.5 м$^2$<br>1a — 30 × 0.5 м$^2$ | 13<br>62 | 5.2<br>4.1 |
|  | di_2,<br>di_2a | 2002—2006 | 5 км на восток от г. Апатиты | Осоково-пухоносовое болото | » | » | 2 — 10 × 0.5 м$^2$<br>2a — 30 × 0.5 м$^2$ | 10<br>50 | 2<br>3.3 |
| *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó | dm_1 | 1992—1995 | 3 км на северо-запад от г. Апатиты | Кустарничково-травяное сообщество вдоль ЛЭП в сосновом лесу | » | » | 5 × 0.25 м$^2$ | 30 | 24 |
|  | dm_2 | 1992—1994 | ЮВ окраина г. Апатиты | Травяно-кустарничковое сообщество на вырубке в сосново-березовом лесу с можжевельником | » | » | » | 46 | 36.8 |
|  | dm_3 | 1992—1996 | Хибинские горы, подножие горы Кукисвумчорр | Сфагновое болото | » | » | » | 59 | 47.2 |
|  | dm_4 | 1992—1994 | То же | Влажное луговое сообщество | » | » | » | 37 | 29.6 |
| *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. | gc_1 | 1992—1996 | Окр. г. Апатиты, напротив экспериментального участка | Кустарничково-травяное сообщество вдоль ЛЭП в сосновом лесу | » | » | » | 56 | 44.8 |
|  | gc_2 | 1992—1994 | ЮВ окраина г. Апатиты | Травяно-кустарничковое сообщество на вырубке в сосново-березовом лесу с можжевельником | » | » | » | 29 | 23.2 |
|  | gc_3 | 1992—1996 | Хибинские горы, Ю склон горы Вудъяврчорр | Горный березовый лес с ивой мохово-травяной | » | » | » | 16 | 12.8 |

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Platanthera bifolia* (L.) Rich. | pb_1 | 1992—2004 | ЮВ окраина г. Апатиты | Травяно-кустарничковое сообщество в сосновом лесу с березой и можжевельником | Локальная | » | 10 × 0.5 м$^2$ | 118 | 23.6 |
| | | | | Кистекорневые виды | | | | | |
| *Leucorchis albida* (L.) E. Mey. | la_1 | 2004 | Хибинские горы, верхнее течение ручья Поачвумйок | Травяно-кустарничковое сообщество в тундре | Континуальная | 5 × 5 м$^2$ | 4 × 0.5 м$^2$ | 8 | 4.0 |
| | la_2 | 2004—2006 | Хибинские горы, вдоль ручья Айкуайвенчйок | То же | » | 10 × 10 м$^2$ | 10 × 0.5 м$^2$ | 39 | 7.8 |
| | la_3 | 1996 | Хибинские горы, в 1 км от ущелья Аку-Аку | Кустарничково-травяное сообщество у ручья в тундре | » | 5 × 5 м$^2$ | 5 × 0.5 м$^2$ | 6 | 2.4 |
| | la_4 | 1999 | Ловозерские горы, гора Ангвундасчорр | Травяно-кустарничковое сообщество в тундре | » | » | » | 7 | 2.8 |
| | | | | Стеблеклубневые виды | | | | | |
| *Calypso bulbosa* (L.) Oakes | cb_1 | 1992—2000 | 3 км на северо-запад от г. Апатиты | Елово-березовый лес с можжевельником, жимолостью травяно-кустарничковый | » | 10 × 10 м$^2$ | 20 × 0.5 м$^2$ | 62 | 6.2 |
| | cb_2 | 1996 | Долина оз. Щучьего, на юг от оз. Умбозеро | Елово-березовый лес травяной | » | » | 5 × 0.5 м$^2$ | 34 | 13.6 |
| *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze | hp_1 | 2001—2006 | 5 км на восток от г. Апатиты | Осоково-пухоносовое болото | Локальная | 1 м$^2$ | 2 × 0.5 м$^2$ | 72 | 72 |
| | hp_2 | 2001, 2004, 2006 | Верховья р. Умба, зашеек на оз. Умбозеро | Осоковое болото | » | 10 × 10 м$^2$ | 10 × 0.5 м$^2$ | 67 | 13.4 |
| *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. | mm_1 | 1998—2004 | Окр. г. Апатиты в направлении пос. Молодежный | Вторичный березовый лес с ивой травяной | » | 5 × 5 м$^2$ | » | 107 | 21.4 |

Примечание. Популяция обозначалась как локальная, когда площадь популяции была сосредоточена только в границах учетной площади, в противном случае — континуальная. Сокращения: Ю — южный, З — западный, В — восточный, С — северный и их комбинации, например ЮВ — юго-восточный. ЛЭП — линия электропередач.

1954; Hulten, Fries, 1986). В данной работе не рассмотрен и один вид из рода *Dactylorhiza* — *D. fuchsii*, нуждающийся в таксономической ревизии.

Работу проводили на постоянных и временных площадках в 1992—2006 гг. в центральной части Мурманской обл. В качестве счетной единицы для всех популяций отмечали годичный побег, считая его «условной особью» (Ценопопуляции.., 1976, 1988), поскольку в задачи исследования входил функциональный, а не генетический аспект изучения популяций. Структурно у корнеклубневых, кистекорневых и стеблеклубневых видов орхидных особь (генета по Harper, 1977) состоит из единственного надземного побега, поэтому для видов этих жизненных форм в тексте употребляли «число особей» и «число побегов» как синонимы. У корневищных и коралловиднокорневищных орхидных часто довольно трудно отделить особи семенного (генеты) и вегетативного (раметы) происхождения. И поскольку все надземные побеги однотипные (функционально каждый из них способен зацвести, если заложена цветочная почка), рационально для изучения демографии их популяций использовать побег (рамету) в качестве единицы подсчета. Поэтому в популяциях корневищных орхидных всегда говорили о числе или сумме побегов. У коралловиднокорневищных орхидных (*Epipogium aphyllum*, *Corallorrhiza trifida*) под численностью популяции понимали только сумму надземных побегов, которые всегда генеративные.

Под численностью популяции понимали общее число побегов данного вида. Дополнительно рассчитывали число побегов на 1 м$^2$.

Для изучения популяций орхидных было заложено 40 пробных площадей (табл. 1), на которых делали полное геоботаническое описание. Их размеры (в основном 100 и 25 м$^2$) определялись размерами популяций орхидных. Количество площадок определялось главным образом численностью популяции и размером особей. В пределах учетных площадок закладывали несколько площадок меньшего размера (в основном 0.25 и 1 м$^2$) для изучения популяций видов орхидных.

Данные по численности статистически обрабатывали. Для получения средних (X) и стандартного отклонения (SD) использовали методы описательной статистики. Погодичное изменение численности анализировали при помощи регрессионной модели. Достоверными считали значения при $p \leq 0.5$. Динамичность численности популяций орхидных оценивали отношением стандартного отклонения к среднему значению численности, выраженному в процентах: D_общ. = = (SD/X) · 100 %.

## Результаты исследования

Рассмотрим более подробно данные по численности каждого вида в разных популяциях.

*Cypripedium calceolus* (1992—2004 гг.). Из 4 исследованных популяций наиболее многочисленными являются cc_1[2] и cc _ 2 с 180—320 и 110—260 побегами соответственно. Популяция cc_4, известная с 2000 г., имеет численность около 110 побегов, а самая маленькая популяция cc_3 объединяет всего 30 побегов (рис. 1). Во всех популяциях заметны годичные флуктуации, в целом не изменяющие принципиально уровень численности популяции. Погодичные отклонения в среднем составляют 60—80 побегов в более крупных популяциях и 10—30 побегов в небольших. Начиная с 2001 г., в популяции cc_1 заметен рост общей численности

---

[2] Обозначения популяций состоят из первых букв родового и видового названия вида и номера.

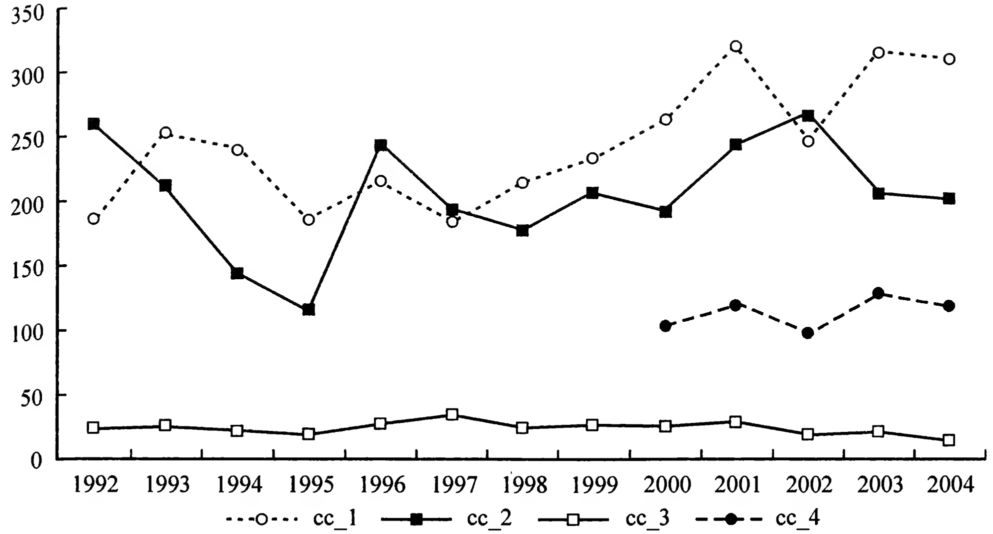


Рис. 1. Динамика общей численности популяций *Cypripedium calceolus*.
По оси абсцисс — годы, по оси ординат — число побегов.

с 186 побегов в 1992 г. до 309 в 2004 г. Показателен спад численности популяции cc_2 с 1992 по 1995 г. почти вдвое, и затем восстановление численности до уровня 1992 г.

В популяции cc_1 в 1998 г. наблюдалось резкое увеличение численности генеративных побегов до 51 побега, что было в 2.5—9 раз больше по сравнению с предыдущими годами (рис. 2). Прогрессирующее увеличение численности достигло максимума — 100 побегов — в 2001. К сожалению, в этот же год в период конца цветения практически все генеративные побеги были оборваны на букеты, при этом некоторые побеги с уже заложенными у основания почками возобновления следующего года. Такое антропогенное вмешательство привело к падению численности генеративных побегов в течение следующих двух лет. В 2004 г. число генеративных побегов в этой популяции вновь стало возрастать, достигнув 52. Численность вегетативных побегов в популяции cc_1 флуктуировала волнообразно (150—250), плавно увеличиваясь в 1993, 1996 и 1999 гг. Однако в 2003 г. число вегетативных побегов возросло значительно, до 292 побегов.

В популяции cc_2 численность генеративных побегов увеличилась в 2001 г. с 3—6 побегов до 23. При этом многие растения в разных частях популяции зацвели впервые. Но в последующие годы, с 2002 по 2004, число генеративных побегов снова уменьшилось. Число вегетативных побегов, как и в популяции cc_1, флуктуировало волнообразно (100—250), с максимальными значениями в 1996, 1999 и 2002 гг. Флуктуации числа вегетативных и генеративных побегов наблюдались также в малочисленной популяции cc_3. Численность вегетативных побегов возросла в 1996—1999 гг., в то время как число генеративных побегов было максимально в 2001 г. Характерны флуктуации и для впервые обнаруженной в 2000 г. популяции cc_4: они наблюдаются у обоих типов побегов, причем у генеративных побегов заметна тенденция к увеличению, особенно в 2001 и 2004 гг.

*Listera ovata* (1998—2004 гг.). Численность популяции lo_1 варьировала по годам в диапазоне от 20 до 60 побегов, наименьшая отмечена в 1998, 2000 и 2004 гг.

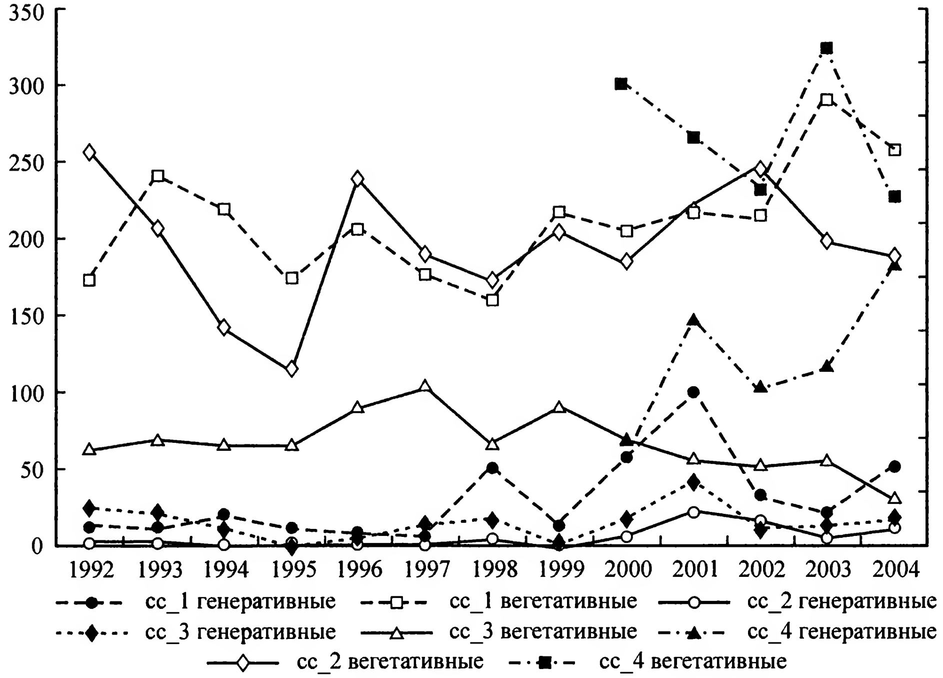


Рис. 2. Динамика численности вегетативных и генеративных побегов в популяциях *Cypripedium calceolus*.

Данные популяции cc_3 и cc_4 размещены по дополнительной оси ординат. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

(рис. 3). Общая численность популяции lo_2, обнаруженной в 2001 г., постепенно уменьшилась вдвое к 2004 г. Численность новой популяции 2004 г., lo_3, — самая маленькая из 3 известных — 9 побегов.

В популяции lo_1 наиболее вариабельной является численность вегетативных побегов (10—45). Поскольку вегетативные побеги ежегодно доминируют в данной популяции, падение их числа в 1998, 2000 и 2004 гг. привело к сокращению численности всей популяции (рис. 4). Флуктуации генеративной части популяции (сово-

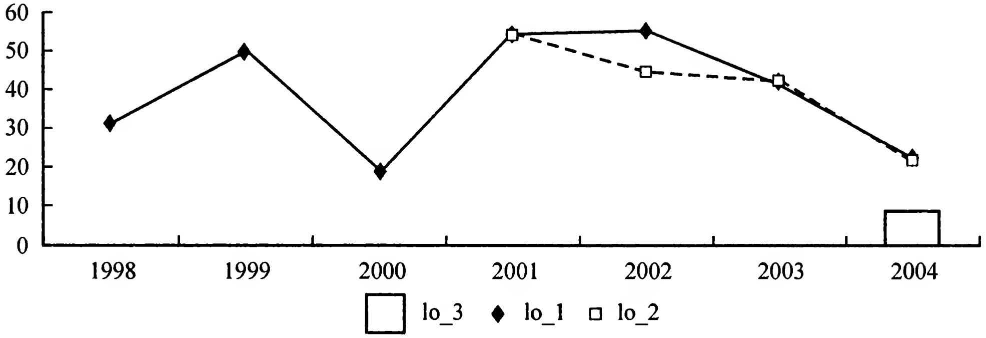


Рис. 3. Динамика общей численности популяции *Listera ovata*.

Для популяции lo_3 известны данные 2004 г. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

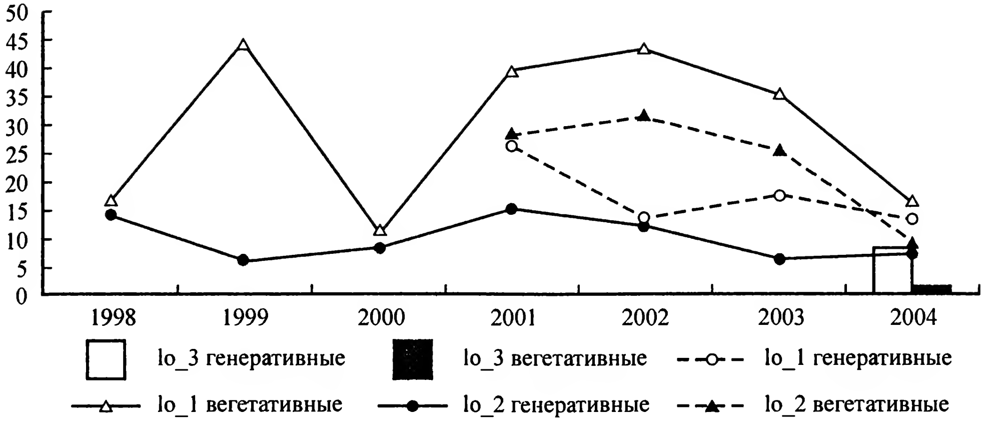


Рис. 4. Динамика численности вегетативных и генеративных побегов в популяциях *Listera ovata*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

купности генеративных побегов) выражены, но их амплитуда невелика (5—15 побегов) по сравнению с вегетативной частью популяции. В популяции lo_2 участие и вегетативных, и генеративных частей популяции примерно одного уровня (10—30 побегов). Изменения численности вегетативных побегов в популяции lo_2 в 2001—2004 гг. происходят подобно популяции lo_1 — плавное уменьшение к 2004 г. Тренд уменьшения числа побегов к 2004 г. очевиден и у генеративных побегов. В самой маленькой популяции lo_3 доминировали генеративные особи.

*Listera cordata* (2004 г.). Общая численность континуальных популяций lc_1, lc_2 составляет 42 и 18 особей соответственно (рис. 5). В обеих популяциях преобладают вегетативные растения. В популяции lc_1 вегетативных побегов больше в 3 раза, в популяции lc_2 — в два по сравнению с генеративными.

*Epipactis atrorubens* (2004—2006 гг.). Общая численность локальной популяции eatr_1, занимающей 17 квадратов (10 × 10 м$^2$), — 110 побегов, в то время как выборочно в отдельных локусах можно насчитать 26 побегов на 5 м$^2$ (рис. 6). Генеративные побеги (78) в несколько раз превышают численность вегетативных (32).

*Goodyera repens* (2004 г.). Общая численность шести популяций отличается друг от друга. В маленьких популяциях (gr_3, gr_4, gr_6) численность 30—90 побе-

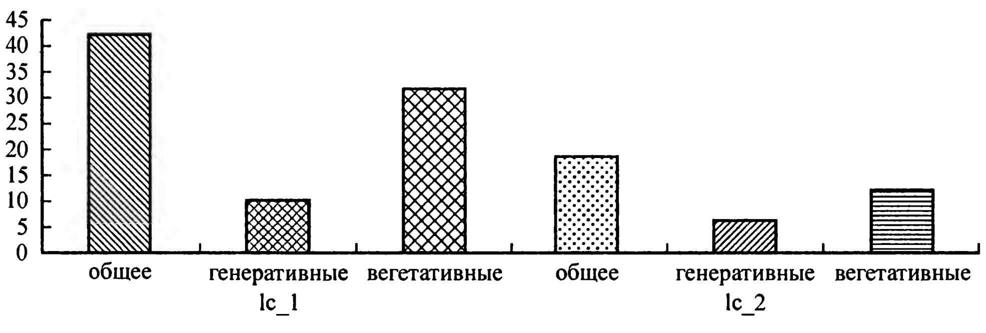


Рис. 5. Численность популяций *Listera cordata*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4.

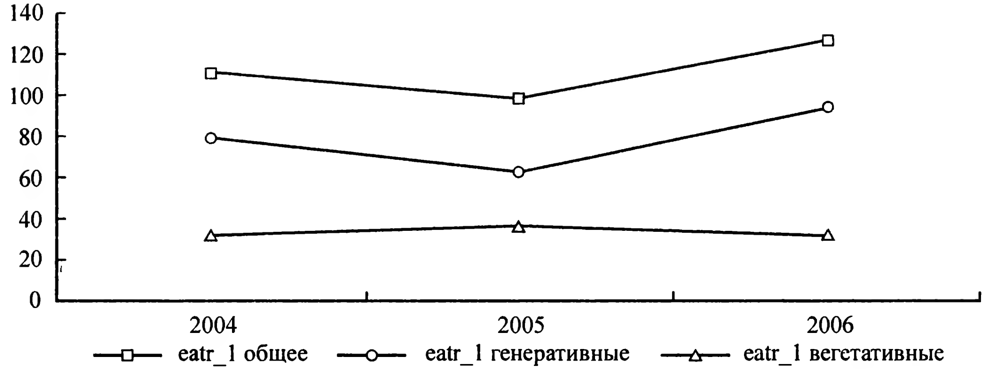


Рис. 6. Численность популяции *Epipactis atrorubens* в Хибинских горах.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—5.

гов, а в больших (gr_1, gr_5) может достирать 200—350 (рис. 7). Также в одном местонахождении разные особи могут формировать клоны разного размера (gr_2). Популяции сложены в основном вегетативными побегами. Число генеративных побегов незначительно (от 16 до 38, редко 90).

*Platanthera bifolia* (1992—2004 гг.). Общая численность популяции изменялась волнообразно в пределах от 70 до 190 побегов (рис. 8). Наибольшая численность наблюдалась в 1994, 1998 и 2004 гг. Вместе с общей численностью аналогично изменялась численность вегетативных побегов (40—150) и генеративных побегов, но уровень последних был примерно в 3 раза ниже (12—51 побегов). Начиная с 1995 г., когда было зарегистрировано самое маленькое число генеративных побегов (12), их численность прогрессивно росла к 2004 г. (51). Численность генеративных побегов флуктуировала синхронно с изменением общей численности популяции и была наиболее низкой в 1992, 1995 и 2001 гг.

*Coeloglossum viride* (1992—2004 гг.). Общая численность популяции cv_1 варьировала значительно от 10 до 110 побегов (рис. 9). Наиболее высокая численность отмечена в 1998 и 2002 гг. и значительные ее спады в 1997, 1999 и 2003 гг. Изменение общей численности популяции аналогично отражено в динамике вегетативной

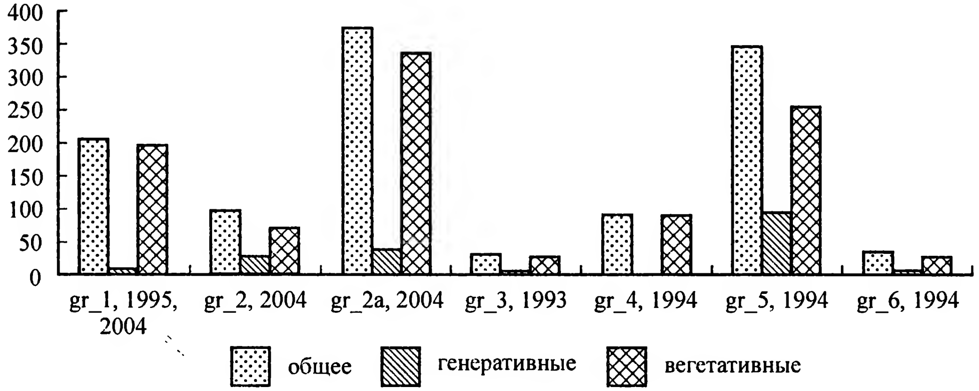


Рис. 7. Численность популяций *Goodyera repens*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—6.

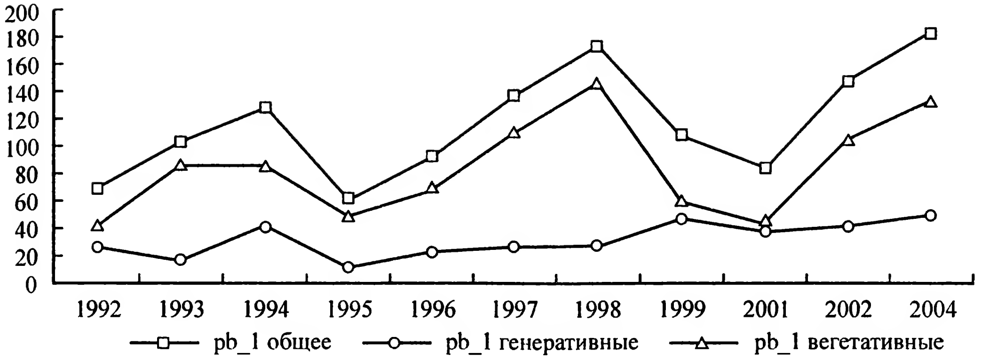


Рис. 8. Динамика численности популяции *Platanthera bifolia*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—7.

части популяции. Самая низкая численность генеративных побегов в этой популяции наблюдалась в 1996 и 1997 гг., а самая высокая — в 2001 г. Общая численность популяции cv_2 постепенно уменьшалась в 1992—1996 гг. от 33 до 17. Негативная тенденция больше всего была выражена у генеративных растений.

*Gymnadenia conopsea* (1992—1996 гг.). Общая численность популяции gc_1 изменялась в пределах 45 и 65 побегов (рис. 10). Уменьшение численности зарегистрировано в 1995 гг. Численность вегетативных побегов в этой популяции значительно превосходила численность генеративных и колебалась в интервале от 40 до 55 побегов. Флуктуации числа генеративных растений наблюдались ежегодно в диапазоне от 3 до 16.

В популяции gc_2 общая численность варьировала от 16 до 45, число вегетативных растений — от 4 до 12. Число генеративных незначительно нарастало, от 9 до 14.

В популяции gc_3 общая численность флуктуировала от 10 до 25, а вместе с ней подобно изменялась численность вегетативных побегов от 6 до 17. Наименьшая численность была в 1995 г. Численность генеративных побегов постепенно уменьшалась, с 10 до 6.

*Dactylorhiza maculata* (1992—1996 гг.). Уровень численности популяций dm_1, dm_2, dm_4 примерно одинаков: 25—60 особей (рис. 11). Популяция dm_3 более

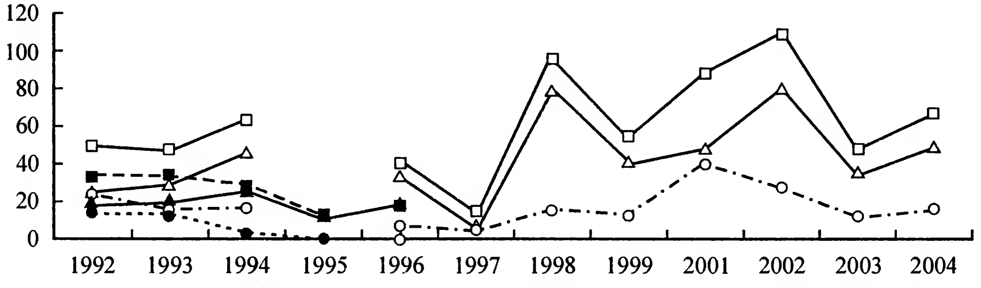


Рис. 9. Динамика численности популяций *Coeloglossum viride*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—8.

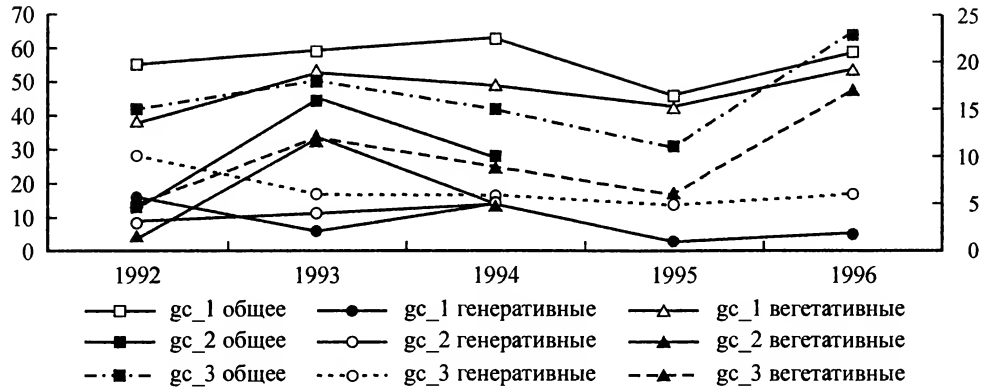


Рис. 10. Динамика численности популяций *Gymnadenia conopsea*.

Данные популяции gc_3 размещены на дополнительной оси ординат. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—9.

многочисленная: 50—70 особей. Во всех популяциях выражены флуктуации. Резкое падение численности зарегистрировано в 1995 г.

Для популяции dm_1 характерны ежегодные изменения в численности обоих типов побегов. Численность вегетативных побегов во много раз выше уровня генеративных (рис. 12). В популяции dm_2 численность и вегетативных, и генеративных растений несколько увеличилась за годы наблюдения (1992—1994 гг.). Доля участия обоих типов побегов мало отличается. В самой многочисленной популяции dm_3 флуктуации характерны для обоих типов побегов, но их «пики» не совпадают. Максимум вегетативных отмечен в 1994 и 1996 гг. (49 и 45 соответственно), а у генеративных — в 1993 г. (37). В популяции dm_4 численность генеративных побегов, превышающая в начале исследования численность вегетативных, значительно уменьшилась за три года (от 29 до 9). Обратный феномен наблюдался с численностью вегетативных побегов: она выросла от 14 до 17.

*Dactylorhiza incarnata* (2001—2006 гг.). Особи в популяциях этого вида располагаются крайне рассеянно, поэтому их совокупность на малом числе постоянных площадок, вероятно, имеет смысл считать локусом данной популяции, а их сумму на значительном числе временных площадок, произвольно заложенных в пределах учетной площади, принимать за численность конкретной популяции. Популяции этого вида представляются переходными от континуальных к локальным. Однако в виду изолированного размещения особей довольно трудно найти гра-

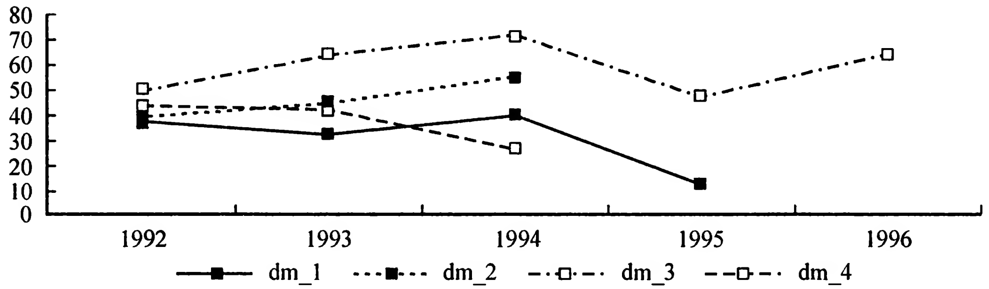


Рис. 11. Динамика общей численности популяций *Dactylorhiza maculata*.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—10.

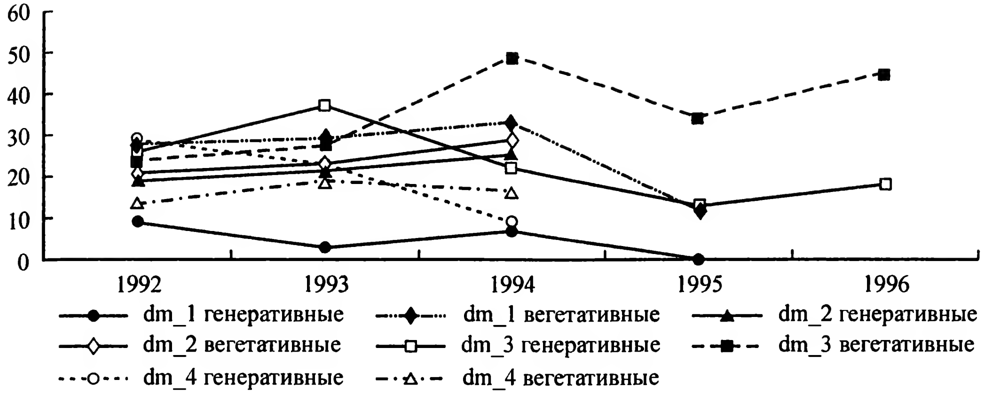


Рис. 12. Динамика численности вегетативных и генеративных побегов в популяциях *Dactylorhiza maculata*.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—11.

ницы популяции. Численность *D. incarnata* значительно отличается на постоянных и временных площадках, но это лишь эффект неравного числа площадок. В разных местонахождениях численность схожа в пределах постоянных и на временных площадках.

Общая численность локусов популяций di_1, di_2 составляет 10—15 особей, она стабильна в течение нескольких лет (рис. 13). Численность конкретных популяций варьировала от 30 до 70 особей и отличалась в разных местонахождениях. Численность генеративных побегов в популяциях di_1 и di_2 резко упала на следующий год после максимальных значений (9—10) в локусах (рис. 14). При этом численность вегетативных побегов пропорционально возросла (9—15). На временных площадках численность генеративных особей не изменялась в популяции di_1a и уменьшалась в популяции di_2a. Численность вегетативных побегов резко возросла в популяции di_1 к 2004 г. и несколько уменьшилась в популяции di_2.

*Leucorchis albida* (1996, 1999, 2004—2006 гг.). Общая численность популяций отличается в разных местонахождениях (от 6 до 39 особей). При этом малочисленные la_1, la_3, la_4 встречаются чаще (рис. 15). Во всех малочисленных популяциях доминируют генеративные особи (5—6) над вегетативными (1—2). В относительно крупной популяции la_2 вегетативных особей было в 2 раза больше.

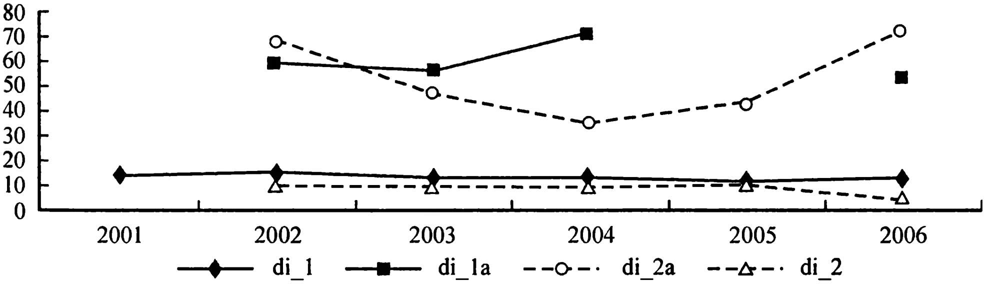


Рис. 13. Динамика общей численности популяций *Dactylorhiza incarnata*.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—12.

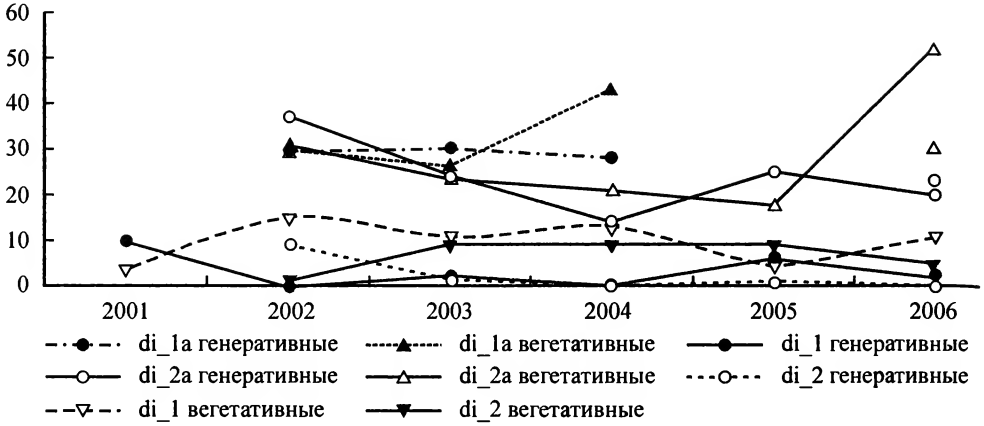


Рис. 14. Динамика численности вегетативных и генеративных побегов в популяциях *Dactylorhiza incarnata*.

Порядковые номера популяций 1 и 2 соответствуют подсчетам на постоянных площадках, 1а и 2а — на временных. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—13.

*Epipogium aphyllum* (1994—2004 гг.). Общая численность популяции eaph_1 изменялась за 10 лет от 0, когда не было обнаружено ни одного побега, до 14 (рис. 16). В 1995 и 1999 г. она была максимальна (13—14 побегов). Во второй популяции eaph_2, обследованной дважды, в 1994 и 2004 г., численность мало изменялась: 7 и 9 побегов.

*Corallorrhiza trifida* (2004—2006 гг.). Общая численность популяции ct_1 в 2004 г. составила 18 побегов (рис. 16). В 2005 г. побегов осталось 10 и в 2006 г. не было отмечено ни одного побега.

*Hammarbya paludosa* (2001—2006 гг.). Общая численность популяции hp_1 на постоянных площадках скачкообразно изменялась, от 80—100 побегов до 18 (рис. 17). Численность генеративных побегов также упала до 50—60 до 6 в 2004 г. Численность вегетативных побегов варьировала между 12 и 35, достигнув минимального значения 4 в 2006 г.

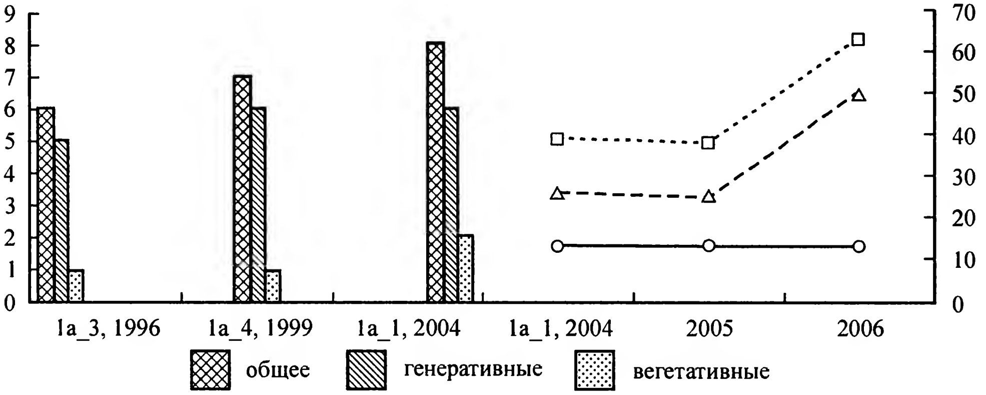


Рис. 15. Численность популяций *Leucorchis albida*.

Значения популяции la_2 размещены на дополнительной оси ординат. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—14.

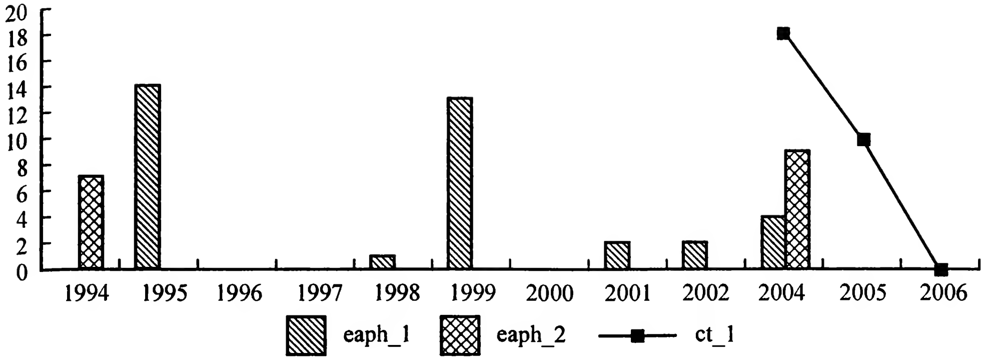


Рис. 16. Численность популяций *Epipogium aphyllum*, *Corallorrhiza trifida*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—15.

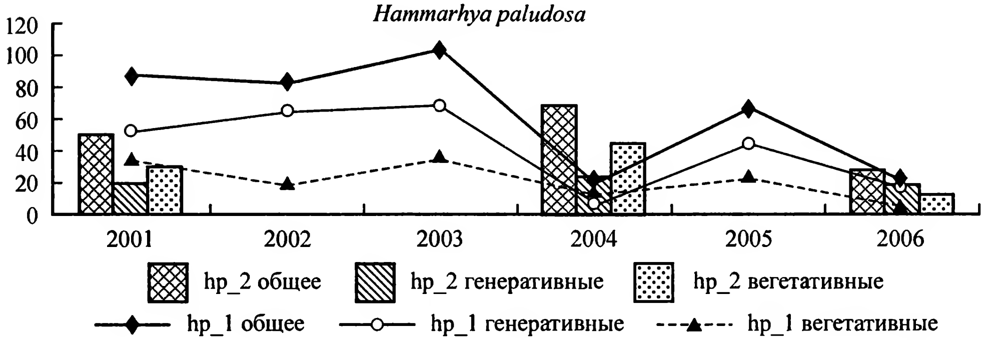


Рис. 17. Численность популяций *Hammarbya paludosa*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—16.

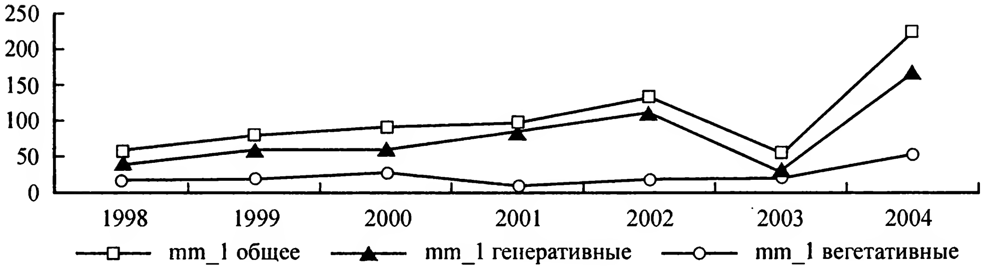


Рис. 18. Численность популяции *Malaxis monophyllos*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—17.

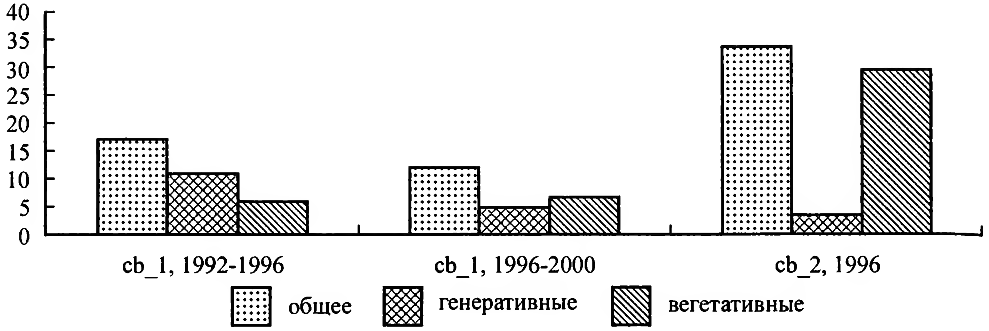


Рис. 19. Численность популяций *Calypso bulbosa*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—18.

Общая численность популяции hp_2 на временных площадках также уменьшалась, хотя не так значительно, как hp_1.

*Malaxis monophyllos* (1998—2004 гг.). Общая численность популяции mm_1 нарастала с 60 до 136 побегов в 1998—2002 гг. (рис. 18). В 2003 г. численность резко упала до 57 побегов, а на следующий, 2004 г., выросла почти в 4 раза, до 228 побегов. Число вегетативных побегов стабильно превышало в 2.5—3 раза число генеративных (за исключением аномального 2003 г.). В целом наблюдался прогрессивный рост числа вегетативных побегов от 41 в 1998 г. до 172 в 2004 г. Численность генеративных побегов флуктуировала от 10 до 56, ее наибольшая величина также отмечена в 2004 г.

*Calypso bulbosa* (1992—2000 гг.). Общая численность популяции cb_1 уменьшилась с 17 до 12 в 1992—2000 гг. (рис. 19). В эти годы численность генеративных побегов сократилась вдвое, с 11 до 5. Напротив, численность вегетативных побегов незначительно увеличилась, с 6 до 7.

Общая численность популяции cb_2 в 2 раза превышала популяцию cb_1. В популяции доминировали вегетативные побеги (30) над генеративными (4).

## Корневищные виды

### *Cypripedium calceolus, Listera ovata, L. cordata, Epipactis atrorubens, Goodyera repens*

Из корневищных видов популяции 3 видов — *Cypripedium calceolus*, *Listera ovata*, *Epipactis atrorubens* — локальные и 2 видов — *Listera cordata* и *Goodyera repens* — континуальные. Все виды могут образовывать клоны. Структурно локальные популяции сформированы небольшими клонами: *Cypripedium calceolus* (5—10, единично до 20—25 побегов), *Listera ovata* (2—3 побега), *Epipactis atrorubens* (2—5 побегов). Континуальные популяции часто отличаются значительными клонами: *Listera cordata* образует клоны от 10—15 побегов в лесной зоне и до нескольких сотен в тундровой зоне, *Goodyera repens* — 100—300 побегов.

Из локальных популяций самыми крупными являются популяции *Cypripedium calceolus* (100—300 побегов) и самыми маленькими — *Listera ovata* (около 40 побегов). Многолетние наблюдения за этими популяциями показывают, что для них характерны ежегодные флуктуации численности, в среднем не изменяющие их численность. Также, по-видимому, не уменьшает свою численность популяция *Epipactis atrorubens* в Хибинских горах по сравнению с данными, приводимыми в литературе (Похилько, 1993). Из континуальных популяций наибольшими являются те, особи которых представляют крупные клоны, как в случае с *Goodyera repens*. Популяции этого вида прочно удерживают свои площади, занимая в лесах приствольные местообитания. В популяциях большинства корневищных видов численность вегетативных побегов значительно превышает численность генеративных.

Для популяций корневищных видов выявлен разнонаправленный тренд изменения численности (табл. 2). В крупных популяциях *Cypripedium calceolus* обнаружен статистически достоверный рост численности: регрессионная модель дает +4—11 % от современного состояния за 10 лет. В маленьких популяциях паде-

ТАБЛИЦА 2

Численность популяций орхидных в Мурманской обл. и тенденции ее изменения

| Параметры / Популяции | Годы | Побеги | X | SD | 10-летний тренд | | *p* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | абсолютный | % от современного состояния | |
| cc_1 | 1992—2004 | все | 243 | 48 | +26 | 11 | **0.01** |
| | | g | 31 | 28 | +11 | 35 | **0.05** |
| cc_2 | 1992—2004 | все | 204 | 45 | +8 | 4 | 0.52 |
| | | g | 6 | 7 | +4 | 67 | **0.02** |
| cc_3 | 1992—2004 | все | 24 | 5 | −2 | −8 | 0.17 |
| | | g | 4 | 3 | +1 | 25 | 0.69 |
| cc_4 | 2000—2004 | все | 112 | 12 | −4 | −4 | 0.43 |
| | | g | 35 | 13 | −7 | −20 | 0.16 |
| lo_1 | 1998—2004 | все | 39 | 15 | −1 | −3 | 0.95 |
| | | g | 10 | 4 | −4 | −40 | 0.46 |
| lo_2 | 2001—2004 | все | 41 | 13 | −45 | −110 | 0.06 |
| | | g | 17 | 6 | −16 | −94 | 0.26 |
| eaph_1 | 1995—2004 | g | 5 | 6 | −3 | −60 | 0.39 |
| cv_1 | 1992—2004 | все | 61 | 27 | +9 | 15 | 0.19 |
| | | g | 18 | 10 | +1 | 6 | 0.64 |
| cv_2 | 1992—1996 | все | 25 | 10 | −38 | −152 | 0.06 |
| | | g | 7 | 7 | −29 | −414 | **0.02** |
| di_1 | 2001—2006 | все | 13 | 1 | −3 | −23 | 0.13 |
| | | g | 3 | 4 | −4 | −133 | 0.53 |
| di_2 | 2002—2006 | все | 9 | 2 | −7 | −78 | 0.16 |
| | | g | 2 | 4 | −12 | −600 | 0.15 |
| di_1a | 2001—2006 | все | 60 | 8 | −3 | −5 | 0.95 |
| | | g | 28 | 3 | −16 | −57 | 0.17 |
| di_2a | 2002—2006 | все | 53 | 16 | +3 | 6 | 0.95 |
| | | g | 24 | 8 | −23 | −96 | 0.27 |
| dm_1 | 1992—1995 | все | 30 | 13 | −50 | −167 | 0.31 |
| | | g | 5 | 4 | −18 | −360 | 0.26 |
| dm_2 | 1992—1994 | все | 46 | 7 | +56 | 122 | 0.15 |
| | | g | 22 | 3 | +24 | 109 | 0.12 |
| dm_3 | 1992—1996 | все | 59 | 10 | +6 | 10 | 0.82 |
| | | g | 23 | 9 | −28 | −122 | 0.19 |

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

| Параметры / Популяции | Годы | Побеги | X | SD | 10-летний тренд | | *p* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | абсолютный | % от современного состояния | |
| dm_4 | 1992—1994 | все | 20 | 10 | −80 | −400 | 0.14 |
| | | g | 37 | 10 | −68 | −184 | 0.30 |
| gc_1 | 1992—1996 | все | 56 | 6 | −3 | −5 | 0.84 |
| | | g | 9 | 6 | −18 | −200 | 0.21 |
| gc_2 | 1992—1994 | все | 29 | 16 | +60 | 207 | 0.69 |
| | | g | 11 | 3 | +20 | 182 | 0.07 |
| gc_3 | 1992—1996 | все | 16 | 4 | +7 | 44 | 0.60 |
| | | g | 7 | 2 | −7 | −100 | 0.16 |
| pb_1 | 1992—2004 | все | 118 | 41 | +29 | 25 | **0.05** |
| | | g | 33 | 13 | +10 | 30 | **0.02** |
| hp_1 | 2001—2006 | все | 62 | 36 | −86 | −139 | 0.13 |
| | | g | 42 | 25 | −57 | −136 | 0.17 |
| mm_1 | 1998—2004 | все | 107 | 60 | +109 | 102 | 0.11 |
| | | g | 25 | 15 | +25 | 100 | 0.16 |

ние численности (−4—8 %) недостоверно. В двух популяциях *Listera ovata* отмечена отрицательная тенденция изменения численности, которая в одной из популяций может привести к вымиранию (−110 %).

## Корнеклубневые виды

### *Platanthera bifolia*, *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*, *Dactylorhiza maculata*, *D. incarnata*

У корнеклубневых видов популяции *Platanthera bifolia* — локальные, *Dactylorhiza incarnata* переходные к локальным и *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*, *Dactylorhiza maculata* континуальные. Локальная популяция *Platanthera bifolia* характеризуется высокой численностью (более 100 особей) и плотностью (23.6 особей на 1 м$^2$). В отличие от нее переходные популяции *Dactylorhiza incarnata* малочисленные (50—60 особей) и разреженные (2—5 особей на 1 м$^2$). Континуальные популяции *Gymnadenia conopsea*, *Dactylorhiza maculata* отличаются самой высокой численностью (100—200 особей) и плотностью популяций (20—50 особей на 1 м$^2$). Благодаря хорошим условиям для прорастания вблизи каждого материнского растения образуется разновозрастная группа особей. Оценивать общую численность чрезвычайно сложно при такой плотности скоплений. Популяции *Coeloglossum viride* менее многочисленные (20—60 особей) и более разреженные (10—12 особей на 1 м$^2$).

Большинство популяций корнеклубневых видов весьма динамичны, в особенности по общей численности и числу нецветущих особей. Для популяции *Dactylorhiza incarnata* характерно устойчивое соотношение между численностью генеративных и вегетативных побегов: общая численность не изменяется, а увеличение численности одной из групп сопровождается уменьшением численности другой. Численность генеративных растений меньше численности вегетативных, хотя в некоторых популяциях *Gymnadenia conopsea*, *Dactylorhiza maculata* они достигают примерно одного уровня.

Для популяций корнеклубневых видов тренды изменения численности различны (табл. 2). В популяции *Platanthera bifolia* они положительны и достоверны (+25 % от современного состояния). В некоторых популяциях *Dactylorhiza incarnata* они отрицательны (–600 % для генеративных растений). В популяциях *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea* они могут быть и положительны, и отрицательны, но чаще всего статистически недостоверны.

## Кистекорневые виды

### *Leucorchis albida*

Континуальные популяции *Leucorchis albida* — одни из самых малочисленных среди всех изучаемых орхидных (5—10, редко 30 особей). В маленьких популяциях доминируют генеративные особи. В одной сравнительно многочисленной популяции (39 особей), наоборот, преобладали вегетативные особи. Необходимо более детальное изучение популяций этого вида (из большего числа местонахождений и многолетних наблюдений на постоянных площадках).

## Коралловиднокорневищные виды

### *Epipogium aphyllum*, *Corallorrhiza trifida*

Численность локальных популяций *Epipogium aphyllum* самая низкая и самая динамичная из всех исследованных. Численность континуальных популяций *Corallorhiza trifida* также одна из самых низких. Требуется дополнительное изучение особенностей развития особей в этих популяциях.

Тенденция изменения численности популяций *Epipogium aphyllum* отрицательна, но недостоверна (табл. 2). Однако прогноз дает 60 % уменьшения численности популяции этого вида за 10 лет. Современная численность популяций крайне невелика, в среднем всего 5 побегов, и в отдельные годы надземные побеги не формируются вовсе (популяция существует лишь подземно). Учитывая маленький размер и площадь популяции, а также значительные флуктуации численности, можно утверждать, что популяция находится на грани исчезновения.

## Стеблеклубневые виды

### *Hammarbya paludosa*, *Malaxis monophyllos*, *Calypso bulbosa*

Из 3 видов этой жизненной формы 2 вида — *Hammarbya paludosa*, *Malaxis monophyllos* — образуют локальные популяции средней численности (70—120 побегов). Площадь одной из популяций *Hammarbya paludosa* наименьшая из всех исследованных (1 м$^2$). В популяциях этого вида велико число генеративных особей, в одной из популяций они превосходят вегетативные. Численность этих популяций может резко сокращаться в несколько раз. В популяциях *Malaxis monophyllos* вегетативные особи преобладают над генеративными. При этом прогрессивный рост их численности сопровождается подобным увеличением числа генеративных побегов так, что в целом соотношение 3 : 1 остается устойчивым в их многолетней динамике.

Континуальные популяции *Calypso bulbosa* одни из малочисленных, до 35 особей. Обнаружено 2 типа популяций — с доминированием вегетативных особей или, наоборот, генеративных особей. Численность популяций может значительно сокращаться. Требуется больше наблюдений на постоянных площадках за изменением численности популяций.

В популяциях стеблеклубневых видов выявлен неодинаковый тренд динамики численности (табл. 2). Популяция *Malaxis monophyllos*, возможно, вырастет через 10 лет почти вдвое, и хотя вероятность этого прогноза статистически недостоверна, но весьма велика — 84—89 %. Противоположная динамика отмечена в популяции *Hammarbya paludosa*. Несмотря на то что тренд развития этой популяции статистически недостоверен, по абсолютному значению он превышает современную численность популяции. Это косвенно показывает, что данная популяция находиться под угрозой исчезновения.

## Численность популяций орхидных

Средняя численность популяций различна у разных видов орхидных (рис. 20). Из видов, образующих локальные популяции, наибольшая численность (149) отмечена в популяциях корневищного вида *Cypripedium calceolus*, а наименьшая (5) — в популяциях коралловиднокорневищной орхидеи *Epipogium aphyllum*. Численность большинства локальных популяций варьирует от 80 до 130 побегов. Площадь этих популяций не выходит за пределы 10 × 10 м$^2$ (табл. 1). Самая маленькая по площади из изучаемых популяций — популяция *Hammarbya paludosa* на осоково-пухоносовом болоте в окрестностях г. Апатиты. Она занимает всего 1 м$^2$. Наибольшая плотность характерна для популяций стеблеклубневых видов — *Hammarbya paludosa* (72 на 1 м$^2$) и *Malaxis monophyllos* (21.4 на 1 м$^2$). У видов континуальных популяций наибольшая численность у длиннокорневищного вида *Goo-*

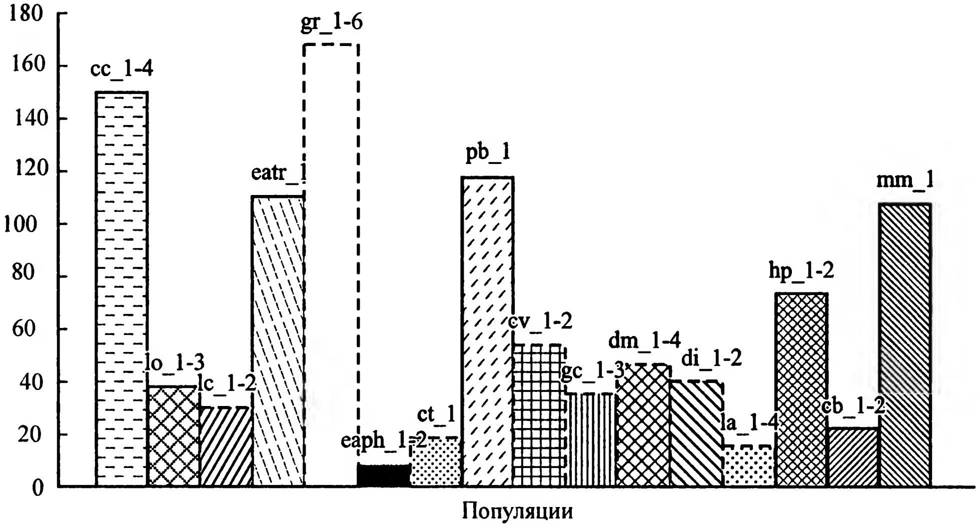


Рис. 20. Средняя численность популяций орхидных.

Локальные популяции обозначены утолщенной сплошной линией, континуальные — пунктирной. По оси абсцисс последовательно размещены популяции корневищных видов (cc_1—4, lo_1—3, lc_1—2, eatr_1, gr_1—6), коралловиднокорневищных (eaph_1—2, ct_1), корнеклубневых (pb_1, cv_1—2, gc_1—3, dm_1—4, di_1—2), кистекорневых (la_1—4) и стеблеклубневых (hp_1—2, cb_1—2, mm_1). По оси ординат — число побегов.

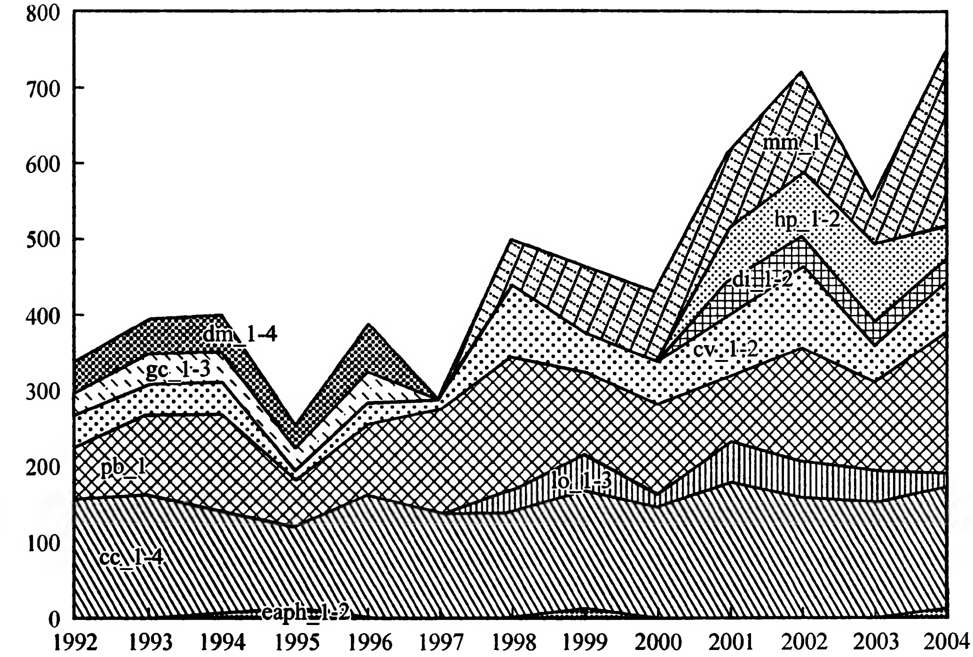


**Рис. 21.** Динамика средней численности популяций орхидных.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—19.

*dyera repens* (228), а наименьшая у кистекорневого вида *Leucorchis albida* (5). Численность большинства континуальных популяций лежит в пределах между 20 и 50 побегами. Их численность на 1 м$^2$ наиболее высока у корневищного вида *Goodyera repens* (до 370) и корнеклубневых видов — *Dactylorhiza maculata* (30) и *Gymnadenia conopsea* (33). Наиболее низкая, около 4 побегов на 1 м$^2$, в популяциях кистекорневого вида *Leucorchis albida*, коралловиднокорневищного вида *Corallorrhiza trifida* и корнеклубневого *Dactylorhiza incarnata*.

Средняя численность популяций орхидных динамична по годам (рис. 21). Ее изменения не всегда являются однонаправленными у разных видов в одни и те же

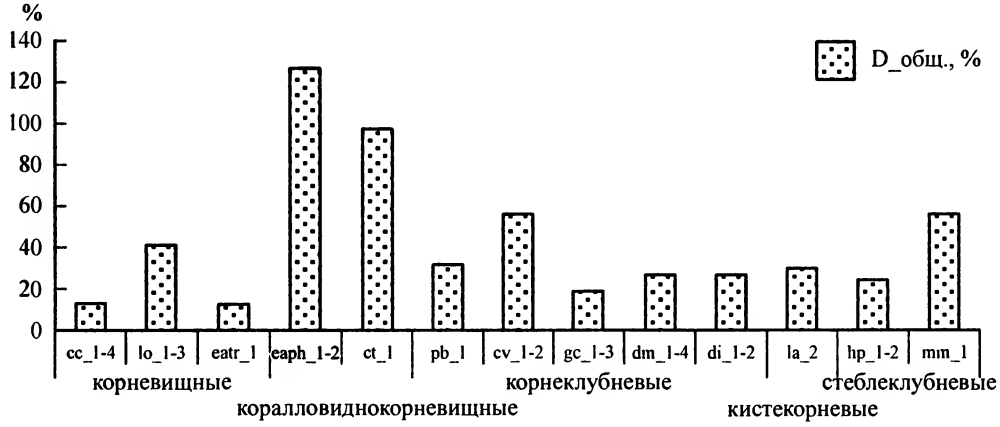


Рис. 22. Динамичность общей численности (D_общ.) популяций орхидных, выраженная процентным числом от отношения стандартного отклонения к среднему значению численности.

годы, но в целом существуют выраженные падения численности у многих видов, обусловленные, вероятно, климатическим влиянием. Заметное сокращение числа побегов выражено в 1995, 1997, 2000, 2003 гг. Наиболее динамичными по численности являются популяции *Epipogium aphyllum*, *Malaxis monophyllos*, *Coeloglossum viride*, наименее — *Cypripedium calceolus* и *Dactylorhiza incarnata* (рис. 22).

### Динамика численности популяций орхидных. Статистический прогноз на 10 лет

В 21 популяции, мониторинг которых осуществляли в течение 4—14 лет, выявлен положительный тренд в 10 популяциях и отрицательный тренд в 11 популяциях (табл. 2). Однако увеличение общей численности популяции достоверно в 2 популяциях. Достоверность снижения численности популяции отмечена в 2 популяциях. Положительный тренд для генеративных побегов отмечен в 8 популяциях, в 4 он статистически достоверен. Отрицательный тренд для генеративных побегов выявлен в 13 популяциях, в 1 он статистически достоверен.

Из популяций 10 видов орхидных в популяциях 6 видов отмечен положительный рост численности, но он достоверен лишь в популяциях *Cypripedium calceoulus* и *Platanthera bifolia*. В популяциях 8 видов обнаружен отрицательный тренд, который достоверен в популяциях 2 видов — *Listera ovata* и *Coeloglossum viride*. В популяциях некоторых видов — *Cypripedium calceolus*, *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea* — выявлен и отрицательный, и положительный тренд, но статистически недостоверный. В популяциях 6 видов отмечен рост генеративных побегов, статистически достоверный лишь в популяциях *Cypripedium calceolus*, *Gymnadenia conopsea* и *Platanthera bifolia*. В популяциях 8 видов характерно уменьшение числа генеративных побегов, которое достоверно только для популяции *Coeloglossum viride*.

Таким образом, для 48 % всех исследованных видов составлен положительный прогноз развития с возможным увеличением численности. Но для других (52 %) отмечена отрицательная тенденция развития, особенно выраженная в популяциях *Listera ovata*, *Hammarbya paludosa* и *Dactylorhiza incarnata*.

## Обсуждение результатов

Популяции всех видов орхидных, изученных в настоящей работе, находятся на северном пределе их распространения, многие из них — одни из самых северных в Европе. При этом в региональном распределении этих популяций есть особые закономерности (Blinova, 2005). Выявлено 5 типов распространения видов орхидных на Кольском п-ове: по всей территории, юго-западный, западный, дизъюнктивный и узколокальный. Большинство видов распространены в юго-западной части Мурманской обл., где продолжительность вегетационного периода самая большая. География популяций, по-видимому, существенно связана с их демографией. Специфика произрастания популяций орхидных на северном пределе распространения заключается в сокращении числа подходящих местообитаний. Температурный фактор также является фактором естественного отбора. В результате многие популяции превращаются в локальные, ограниченные на очень небольшой площади. Такие «островные» популяции отмечены у 8 из 16 изученных видов орхидных (табл. 1). У одного вида — *Dactylorhiza incarnata* — они представляются переходными.

Основные характеристики каждой популяции — ее численность и площадь. Численность особей в популяции определяется биологическими свойствами вида и многочисленными экологическими факторами. Специальных исследований, посвященных анализу демографии орхидных, нет, хотя с конца 70-х годов прошлого столетия многие исследователи изучают популяции этих растений (Söyrinki, 1987; Воробьева, Москвичева, 1987; Вахрамеева, Денисова, 1988; Быченко, 1992; Загульский, 1994; Bremer, 1995; Варлыгина, 1995; Татаренко, 1996; Куликов, 1997; Kull, 1999; Виноградова, 1999; Вахрамеева, 2000; Oien, Moen, 2002). Самыми продолжительными являются наблюдения О. Тамма в Швеции, начавшиеся в 1940-х годах (Tamm, 1991), J. Willems в Нидерландах (Willems, 2002) и T. C. E. Wells в Англии (Wells, 1981).

Не все исследователи приводят данные о площади изучаемой популяции, поэтому не всегда понятно, относится ли приведенная численность ко всей популяции, или только к ее части. Очень часто в центре ареала видов трудно определить реальные размеры популяции, поскольку многие из них континуальные. Именно поэтому было предложено характеризовать популяции в пределах конкретных ценозов — так называемые ценопопуляции (Корчагин, 1964; Ценопопуляции.., 1988). При этом на северном пределе распространения даже ценоз — достаточно крупное образование для многих видов орхидных. Довольно часто они встречаются изолированно внутри растительного сообщества и на небольшой площади, обычно не превышающей 10 × 10 м$^2$.

Максимальная численность популяций *Cypripedium calceolus* на северной границе ареала часто совпадает со средней численностью популяций этого вида в центре ареала (Воробьева, Москвичева, 1987; Фардеева, 1997; Kull, 1998; Пучнина, 1999; Тетерюк, 2003; Ишмуратова и др., 2003б; Пушай, Петрова, 2005). Маленькие, по 10—50 побегов популяции также есть и южнее (Денисова, Вахрамеева, 1978; Жирнова, 1994; Дьячкова и др., 1997). Отличительная черта периферийных популяций *Cypripedium calceolus* — низкий процент генеративных побегов. Этот факт выявлен на северной границе этого вида в наших исследованиях и на западном рубеже в Пиренеях (Aymerich, 2001).

В целом по России размер популяций *Epipactis atrorubens* — 50—150 побегов (Воробьева, Панарин, 1994; Вахрамеева и др., 1997; Фардеева, 1997; Жирнова, 1999; Набиуллин, Бускунова, 2006). Популяции этого вида стабильны по численности: наши данные 2004 г. относительно популяции в Хибинских горах совпадают с данными 1990-х годов (Похилько, 1993).

Ряд авторов описывает сравнительно небольшие по числу популяции *Coeloglossum viride*, сходные с северными (Перебора, 2002; Вахрамеева и др., 2003). Значительный рост численности популяций этого вида выявлен в Башкирии, где она превысила 200 особей (Вахрамеева и др., 2003). Такая же высокая численность отмечена и в луговых сообществах в Нидерландах (Willems et al., 2003). Выявленная в нашей работе тенденция к уменьшению численности особей в некоторых популяциях этого вида, возможно, связана с непродолжительным жизненным циклом особей, отмеченным в некоторых работах (Willems, Melser, 1998). Поливариантность развития характерна для популяций *C. viride* при воздействии внешних стресс-факторов. В менее благоприятных экологических условиях, как например в ельнике-черничнике в Хибинских горах на высоте 600 м над ур. м., где условия освещения, почвенного питания, тепла и влаги приводят к почти полному доминированию черники, или в условиях сильной конкуренции на меловых лугах в Нидерландах, особи этого вида проходят ускоренный онтогенез и продолжительность их жизни укорачивается до 2—3 лет. В более комфортной обстановке, в особенности при уменьшении пространственной конкуренции со стороны других видов растений, популяции *C. viride* могут существовать относительно долго (до 15 лет) на занимаемой площади, а их особи успешно цвести в течение 3—4 лет.

Одними из мало изученных остаются популяции *Leucorchis albida*, европейского арктоальпийского вида, основной ареал которого также захватывает побережье Скандинавии и простирается довольно узкой полосой дальше на восток до северного Урала. Многолетние наблюдения за популяциями этого вида в Швеции показывают, что для них характерны погодичные флуктуации, иногда весьма значительные (Reinhammar et al., 2002). В Скандинавии численность популяций *Leucorchis albida* выше, чем в Архангельской (Татаренко, Баталов, 1999) и в Мурманской областях.

Из стеблеклубневых орхидных численность северных популяций *Hammarbya paludosa* выше, чем на Украине и в Италии (Андриенко, 1980; Pedrotti, 1980). Возможно, это связано с сильной зависимостью от водного режима и влиянием засухи в вегетационный период. Также и в Мурманской обл. зарегистрирован значительный спад численности, вызванный летней засухой, которая не характерна для этого региона.

Для большинства видов орхидных известны литературные данные, показывающие очень высокую численность популяций, до нескольких тысяч побегов (Dahlskog, 1980; Söyrinki, 1987; Жирнова, 1999; Тетерюк, 2003; Ишмуратова и др., 2003а, б; Вахрамеева и др., 2003). Возможно, это связано с неординарными и очень благоприятными условиями биотопов, в которых встречены эти популяции. Другой известный факт — значительные флуктуации численности ряда видов разных жизненных форм (Dekker, 1993; Виноградова, 1999).

Средняя численность популяций орхидных на северном пределе распространения часто ниже, чем в центральных частях ареалов. Вероятно, это связано с биологическими особенностями орхидных, поскольку по жизненной стратегии большинство из них — патиенты (Татаренко, Вахрамеева, 1999; Куликов, Филиппов, 2000). Также это может быть результатом недооценки численности южнее расположенных популяций из-за несовершенства методики подсчета и фрагментарности данных.

Баланс вегетативных и генеративных побегов является основой анализа многолетней динамики популяций. Большинство популяций орхидных в Мурманской обл. отличает «копирующая» динамика численности: при росте числа вегетативных побегов не наблюдается уменьшения числа генеративных (их число также может увеличиваться, либо оставаться на прежнем уровне), и соответственно общая численность популяции возрастает (или уменьшается, если происходило падение числа вегетативных побегов). Другой тип динамики численности — «мигрирующий»: переход бывших генеративных побегов в вегетативные, и наоборот. Наиболее выражена эта модель в популяциях *Dactylorhiza incarnata*. Выявлено, что после цветения подавляющее большинство генеративных особей переходит в вегетативное состояние, которое длится около 3 лет (рис. 14). После такого своеобразного отдыха часть бывших генеративных растений вновь переходит к цветению. Некоторые генеративные растения после года цветения на следующий год переходят к подземному образу жизни, не образуя никаких надземных побегов. Через год они могут развить вегетативный побег либо полностью отмирают. Число таких особей невелико. Очевидно, что разовое цветение ( и дальнейшее плодоношение) является энергоемким у этого вида. Иногда «миграции» выражены и в «копирующей» модели, но лишь в отдельные годы: cc_1 — в 1998 и 2004 гг. (рис. 2), lo_2 — в 2002 г. (рис. 4), pb_1 — в 1999 и 2001 гг. (рис. 8), cv_1 — в 2001 г. (рис. 9), gc_3 — в 1992 г. (рис. 10), dm_3 — в 1994 г. (рис. 12). По-видимому, «копирующая» модель популяционной динамики показывает зависимость от внешних (например, климатических) факторов, в то время как «мигрирующая» — от внутренних (таких, как плата за репродукцию — *cost of reproduction*). Показано, что на динамику популяций орхидных негативно могут влиять заболевания запасающих органов, повышение конкуренции со стороны других растений, разрушение субстрата, рекреационная нагрузка (Татаренко и др., 1999).

Онтогенетическая структура популяций орхидных, возможно, также отличается на северном пределе распространения, что будет подробно рассмотрено далее.

## Заключение

На северном пределе распространения 50 % изученных популяций превращаются из континуальных в локальные. Численность большинства северных популяций в среднем меньше по сравнению с южными популяциями.

Существуют 2 модели динамики численности популяций — «копирующая» и «мигрирующая» — связанные с балансом числа вегетативных и генеративных побегов.

Для 48 % всех исследованных видов составлен положительный демографический прогноз развития с возможным увеличением численности, для 52 % отмечена отрицательная динамика численности, особенно выраженная в популяциях *Listera ovata*, *Dactylorhiza incarnata*, *Hammarbya paludosa*.

Тренды погодичного изменения численности не связаны с принадлежностью к определенной жизненной форме, а видоспецифичны.

Популяции 4 видов — *Listera ovata*, *Dactylorhiza incarnata*, *Epipogium aphyllum* и *Hammarbya paludosa* — находятся под явной угрозой исчезновения.

## Благодарности

Автор признателен А. А. Похилько (Кольский филиал Петрозаводского государственного университета) и Н. Е. Королевой, О. А. Белкиной (Полярно-альпийский ботанический сад-институт) за критические замечания, сделанные в ходе выполнения работы.

Работа выполнена при технической поддержке Немецкой академической службы обмена (Германия).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андриенко Т. Л.* Распространение, экология, ценология редких болотных видов семейства *Orchidaceae* на Украине // Охрана и культивирование орхидей. Таллин, 1980. С. 57—60.

*Блинова И. В.* Онтогенетическая структура популяций некоторых орхидных на нарушенных местообитаниях в Мурманской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 101—113.

*Быченко Т. М.* Особенности биологии некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья в связи с вопросами их охраны // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 20 с.

*Варлыгина Т. И.* Род Тайник // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова и В. Н. Тихомирова. М., 1995. Вып. 10. С. 52—63.

*Вахрамеева М. Г.* Род Пальчатокоренник (*Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *D. maculata*) // Биологическая Флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова. М., 2000. Вып. 14. С. 55—86.

*Вахрамеева М. Г.* Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza fuchsii* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 11. С. 1683—1695.

*Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В.* Ятрышник пятнистый (*Dactylorhiza maculata* Soó), ятрышник Фукса (*D. fuchsii* Soó), любка двулистная (*Platanhera bifolia* (L.) Rich.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. 2. М., 1983. С. 12—23.

*Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В.* Некоторые особенности биологии и динамика численности ценопопуляций двух видов рода *Platanthera* // Бюл. МОИП. 1988. № 93(3). С. 87—92.

*Вахрамеева М. Г., Блинова И. В., Богомолова Т. И., Жирнова Т. В.* Пололепестник зеленый // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова. М., 2003. Вып. 15. С. 62—78.

*Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Баталов А. Е.* и др. Род Дремлик // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова и В. Н. Тихомирова. М., 1997. Вып. 13. С. 50—87.

*Виноградова Т. Н.* Цикл развития и динамика численности *Corallorrhiza trifida* (*Orchidaceae*) в Мурманской области // Бюл. ГБС. 1999. № 177. С. 73—81.

*Воробьева Е. Г., Москвичева Л. А.* Материалы по биологии Венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках / Под ред. Ю. Д. Нухимовской. М., 1987. С. 137—145.

*Воробьева Е. Г., Панарина А. Е.* Надбородник безлистный и дремлик темно-красный — особо редкие орхидные Кандалакшского заповедника // Растения Красных книг в заповедниках России / Под ред. Ю. Д. Нухимовской. М., 1994. С. 38—39.

*Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г.* Род Башмачок (Венерин Башмачок) — *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1978. Вып. 4. С. 62—70.

*Дьячкова Т. Ю., Милевская С. Н., Скороходова С. Б.* Распространение и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в заповеднике «Кивач» (Карелия) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 90—96.

*Жирнова Т. В.* Обзор видов растений Красных книг СССР и РСФСР в Башкирском заповеднике // Растения Красных книг в заповедниках России / Под ред. Ю. Д. Нухимовской. М., 1994. С. 57—76.

*Жирнова Т. В.* Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкорстостана. Миасс, 1999. С. 141—160.

*Загульский М. Н.* Хорологія, структура популяцій та охорона орхідних (*Orchidaceae* Juss.) західних регіонов Украіни // Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 1994. 26 с.

*Ишмуратова М. М., Суюндуков И. В., Ишбирдин А. Р., Жирнова Т. В.* Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщ. 1. Виды со стеблекорневыми тубероидами // Раст. ресурсы. 2003а. Т. 39. № 2. С. 1—17.

*Ишмуратова М. М., Суюндуков И. В., Ишбирдин А. Р., Жирнова Т. В.* Состояние ценопопуляций некоторых видов семейства *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщ. 2. Корневищные виды // Раст. ресурсы. 2003б. Т. 39. № 2. С. 18—37.

*Корчагин А. А.* Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая ботаника. Л., 1964. Т. 3. С. 39—131.

*Куликов П. В.* Биологические особенности, воспроизведение и популяционная динамика *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) на Среднем Урале // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 61—67.

*Куликов П. В., Филиппов Е. Г.* Репродуктивная стратегия орхидных умеренной зоны // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 2000. Т. 3. С. 510—513.

*Мишкин Б. А.* Флора Хибинских гор. М.; Л., 1953. 113 с.

*Набиуллин М. И., Бускунова Г. Н.* Эколого-фитоценотическая и демографическая характеристика видов рода *Epipactis* в разных режимах антропогенного воздействия // IX Всероссийский популяционный семинар «Особь и популяция — стратегии жизни», г. Уфа, 2—7 октября 2006 г. Уфа, 2006. Ч. 2. С. 248—254.

*Орлова Н. И.* Семейство Ятрышниковые — *Orchidaceae* // Флора Мурманской области. М.; Л., 1954. Т. 2. С. 214—238.

*Перебора Е. А.* Орхидные северо-западного Кавказа. М., 2002. 254 с.

*Похилько А. А.* Семейство *Orchidaceae* — Орхидные. *Epipactis atrorubens* // Биологическая флора Мурманской области (семейство *Ophioglossaceae*, *Orchidaceae*, *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae*, *Asteraceae*). Апатиты, 1993. 134 с.

*Пучнина Л. В.* Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в карстовых ландшафтах севера Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 75—81.

*Пушай Е. С., Петрова Е. В.* О популяции Венерина башмачка настоящего (*Cypripedium calceolus* L.) в окрестностях платформы Чуприяновка Калининского района Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. «Биология и экология». Тверь, 2005. Вып. 1. № 4(10). С. 169—171.

*Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. С. 64—66, 193—199.

*Стрелков С. А.* Морфоструктуры северо-восточной части Балтийского щита и закономерности их формирования // Палеогеография и и морфоструктуры Кольского полуострова. Л., 1973. С. 5—79.

*Стрелков С. А., Евзеров В. Я., Кошечкин Б. И.* История формирования рельефа и рыхлых отложений северо-восточной части Балтийского щита. Л., 1976. 164 с.

*Татаренко И. В.* Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 206 с.

*Татаренко И. В., Баталов А. Е.* Биоморфологические особенности *Leucorchis albida* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 74—80.

*Татаренко И. В., Вахрамеева М. Г.* Жизненные стратегии наземных евразиатских орхидных // Охорона і культивуння орхідей / Матеріали міжнародної наукової конференції, Київ, вересень 1999 / Под ред. Т. М. Черевченко. Київ, 1999. С. 82—83.

*Татаренко И. В., Верхолат В. П., Ракова М. В.* Возрастная структура и динамика популяций орхидных Приморского края // Бюл. МОИП. 1999. Т. 104. № 1. С. 54—58.

*Тетерюк Л. В.* Башмачок настоящий. Башмачок пятнистый // Биология и экология редких растений Республики Коми / Под ред. В. А. Мартыненко, И. И. Полетаева, Б. Ю. Тетерюк, Л. В. Тетерюк. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. С. 28—58.

*Фардеева М. Б.* Орхидные республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 27 с.

*Ценопопуляции* растений (Основные понятия и структура) / Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М., 1976. 216 с.

*Ценопопуляции* растений (Очерки популяционной биологии) / Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. М., 1988. 184 с.

*Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л., 1934. 378 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

*Чернов Е. Г.* Растительность Мурманской области. Рукопись. Кировск, 1953. 274 с. (Фонды ПАСБИ КНЦ РАН).

*Яковлев Б. А.* Климат Мурманской области. Мурманск, 1961. 180 с.

*Яковлев Б. А., Козлова Л. Г.* Климатические карты. Атлас Мурманской области. М., 1971. С. 9—11.

*Atwood J. T.* The size of *Orchidaceae* and systematic distribution of epiphytic orchids // Selbyana. Vol. 9. P. 171—186.

*Aymerich P.* Estatus de l'orquidia *Cypripedium calceolus* L. A Catalunya // Bullt. Inst. Cat. Hist. Nat. 2001. N 69. P. 25—36.

*Blinova I. V.* A northernmost population of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*): demography, flowering, pollination // Selbyana. 2002. N 23(1). P. 111—120.

*Blinova I. V.* Systematics and phytogeography of orchids in the Extreme North of European Subarctic (Murmansk Region, Russia) // Caesiana. 2005. N 24. P. 25—47.

*Bremer P. Listera ovata* in jonge polderbossen // Eurorchis. 1995. N. 7. P. 3—13.

*Dahlskog S.* Skogsfrun, *Epipodium aphyllum*, i Nordnorge och Nordsverige [E. a. in N. Scandinavia] // Svensk Bot. Tidskr., Stockholm. 1980. N 74. P. 145—152.

*Dekker H. Listera cordata* uit Drenthe verdwenen? Eurorchis. 1993. N 5. P. 3—5.

*Delforge P.* Guía de las orquídeas de España e Europa. Barcelona: Lynx Edicions, 2002. 592 p.

*Dressler R. L.* Die Orchideen. Augsburg, Bechtermuenz, Verlag, 1996. 394 S.

*Fellman J.* Index plantarum phanerogamarum in territorio Kolaënsi, lectarum // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, 1831. Vol. 3. P. 299—328.

*Fellman N. I.* Plantae vasculares in Lapponia orientali sponte nascentes // Notiser Sällskapets pro Fauna et Flora Fennica Forhandlingar. Helsingfors, 1882. Vol. 8. 99 p.

*Genera* Orchidacearum / Ed. by A. M. Pridgeon, Ph. J. Cribb, M. W. Chase, F. N. Rasmussen. N. Y.: Oxford University Press, 2003. Vol. 1. General Introduction, *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*. 107 p.

*IUCN.* 1994. IUCN Red List Categories. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U. K. 21 p.

*IUCN.* 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U. K. ii + 30 p.

*Harper J. L.* Population Biology of Plants. London: Academic Press, 1977. 892 p.

*Hulten E.* Atlas of the distribution of vascular plants in NW. Europe. Stockholm, Generalstabens Litografiska Anstalts Foerlag. 1950. 512 p.

*Hultén E., Fries M.* Atlas of North Europeam vascular plants. Koenigstein: Koeltz Scientific books, 1986. Vol. 1. P. 268—295. Vol. 3. P. 1022—1025.

*Koroleva N. E.* Phytosociological survey of the tundra vegetation of the Kola Peninsula, Russia // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. P. 803—812.

*Kull T.* Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia // Bot. J. Linn. Soc. 1998. N 126. P. 27—38.

*Kull T.* Biological flora of the British Isles. *Cypripedium calceolus* L. // J. Ecology. 1999. Vol. 87. P. 913—924.

*Kull T.* Population dynamics of North temperate orchids / Ed. by T. Kull, J. Arditti. Orchid biology: Review, and perspectives, VIII. The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 139—165.

*Oien D.-I., Moen A.* Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* in the Solendet Nature Reserve, Central Norway / Ed. by P. Kindlmann, J. H. Willems, D. F. Whigham // Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. Leiden, Backhuys Publishers, 2002. P. 3—22.

*Regel C.* Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola. 1. Lieferung. Berlin; Dahlem, 1935. 160 S.

*Reinhammar L.-G., Olsson E. G. A., Sørmeland E.* Conservation biology of an endangered grassland plant species, *Pseudorchis albida*, with some references to the closely related alpine *P. straminea* (*Orchidaceae*) // Bot. J. Linnean Soc. 2002. Vol. 139. P. 47—66.

*Söyrinki N.* Über die Periodizität im Blühen von *Epipogium aphyllum* (*Orchidaceae*) // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 1987. N 63. P. 63—72.

*Tamm C. O.* Behavior of some orchid populations in a changing environment. Observations on permanent plots, 1943—1990 / Ed. by T. C. E. Wells, J. H. Willems. Population ecology of terrestrial orchids. The Hague, SPB Academic Publishing. 1991. P. 1—13.

*Tatarenko I., Vakhrameeva M. G.* Demography and reproductive strategy of some terrestrial orchids in Russia // Proceedings of APOC 7. Nagoya, 2001. P. 42—44.

*Vanhecke L.* Behaviour of some orchid populations in a changing environment: observation on permanent plots, 1943—1990 / Ed. by T. C. E. Wells, J. H. Willems. Population ecology of terrestrial orchids. The Hague, SPB Academic Publishing, 1991. P. 15—33.

*Wells T. C. E.* Population biology of terrestrial orchids / Ed. by H. Synge. The biological aspects of rare plant conservation. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, 1981. P. 281—295.

*Willems J. H.* A founder population of *Orchis simia* in The Netherlands: A 30-year struggle for survival / Ed. by P. Kindlmann, J. H. Willems, D. F. Wigham. trends and fluctuations and underlying mechanisms in terresrtial orchid populations. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 2002. P. 23—32.

*Willems J. H., Melser C.* Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride* (L.) Hartm.: an endangered orchid species in The Netherlands // Bot. J. Linn. Soc. 1998. N 126. P. 83—93.

*Willems J. H., Blinova I., Tromp K.* Intraspecific variation in Orchid populations in two different climatic areas in Europe: Murmansk Region and The Netherlands. II. Population fitness // Jour. Eur. Orch. 2003. Vol. 35. N 2. P. 327—342.

## SUMMARY

The dynamics of 40 populations of 16 orchid species is studied in 1992—2004 at the northern limit of their distribution. The demographic trends are analyzed in the populations of orchid species of different life forms.

УДК 581.9(470.5):582.669.2 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

### © Е. А. Шурова

# РАСПРОСТРАНЕНИЕ *CERASTIUM KRYLOVII* (*CARYOPHYLLACEAE*) НА УРАЛЕ

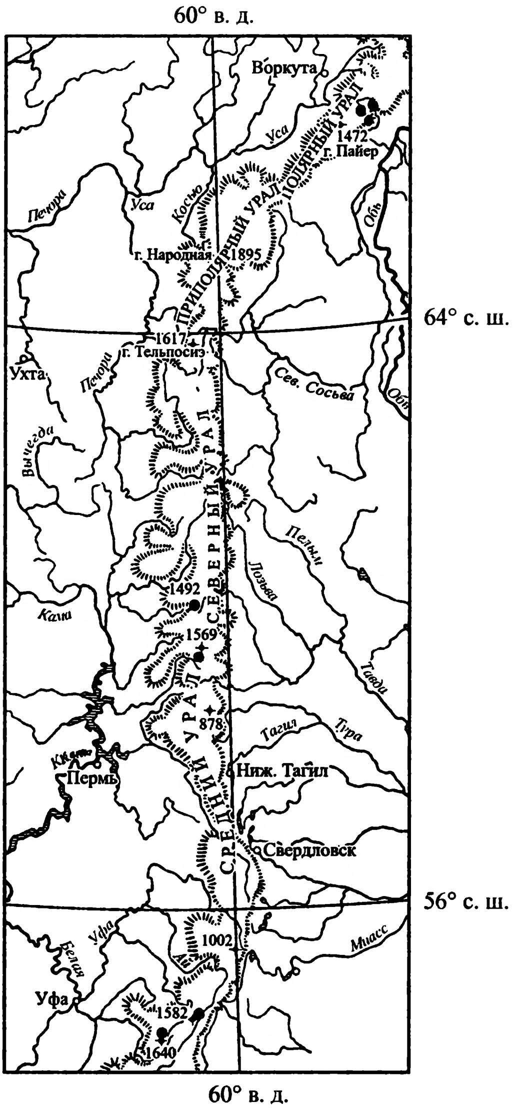
## E. A. SCHUROVA. DISTRIBUTION OF *CERASTIUM KRYLOVII* (*CARYOPHYLLACEAE*) IN THE URAL MOUNTAINS

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Факс +7(343) 2608256
E-mail: karta@ipae.uran.ru
Поступила 12.12.2005
Окончательный вариант получен 16.07.2008

Установлено, что высокогорный эндемик *Cerastium krylovii* распространен гораздо шире. Спорадически он встречается на горных вершинах Северного, Приполярного и Полярного Урала, единично на Новой Земле.

Ключевые слова: вид, распространение, эндемик, *Cerastium krylovii*, *Caryophyllaceae*.

*Cerastium krylovii* Schischk. et Gorczak. был описан Б. К. Шишкиным (1951) с горной тундры горы Яман-Тау на Южном Урале. Типовыми гербарными экземплярами послужили сборы П. Л. Горчаковского с горы Яман-Тау в 1950 (см. рису-



Ареал ясколки Крылова (*Cerastium krylovii* Schischk. et Gorczak.).

нок). Синтипы хранятся в гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER). По литературным данным считается, что эта эндемичная ясколка встречается в горных тундрах уральских гор от Южного до Северного Урала. На Южном Урале она обычна с обилием sp. в горных тундрах самых высоких вершин, начиная с высоты 1200 м над ур. м. (горы Яман-Тау, Иремель, Зигальга). Однако на горах Таганай, Круглица и Юрма, находящихся по хребту севернее горы Иремель, высота которых едва превышает тысячу метров над уровнем моря, она не была нами обнаружена. Затем она появляется в горных тундрах Северного Урала на расстоянии 500 км по прямой от южных вершин. Севернее Тылайско-Конжаковско-Серебрянского горного массива ясколка Крылова встречается уже постоянно с высоты 900 м над ур. м. в подгольцовом и горнотундровом поясах, спускаясь по галечникам горных рек до горнолесного пояса (Шурова, 1971). Северная граница *C. krylovii* прослеживается нечетко. Как самую северную точку П. Л. Горчаковский (1969) указывает наличие ясколки Крылова для горы Мани-Хачет-Чахль (по сборам Н. И. Кузнецова). В «Красной книге Среднего Урала» (1996) М. С. Князев ограничивает распространение ясколки Крылова горой Чистоп на Северном Урале. В пределах Приполярного Урала проходит граница замещения ясколки Крылова на ясколку енисейскую. Здесь нередки растения, которые можно отнести к ясколке Крылова — с яйцевидной пластинкой листа, а не с эллиптической. Но опушение простыми волосками у нижних листьев и нижних междоузлий значительно слабее, чем у особей с южноуральских вершин или почти полностью отсутствует. Такой же характер опушения наблюдается у особей по галечникам горных рек Серебрянки и Восточного Катышера, берущих начало с горы Косьвинский Камень в пределах подгольцового пояса (Шурова, 1970).

На Приполярном Урале ясколка Крылова в горах встречается ниже, следуя за снижением границы леса в этой части хребта, произрастая совместно с ясколкой енисейской. Она занимает возвышенные плакорные местообитания, в то время как ясколка енисейская растет в основном в поймах рек по галечникам и в горнолесном поясе.

Нами были просмотрены и переопределены гербарные материалы по *Cerastium jenisejense* Hult. и *C. krylovii* Schischk. et Gorczak (*C. beeringianum* auct.) из гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова в С.-Петербурге (LE), С.-Петербургского университета (LECB), Пермского университета (PERM), Института биологии Коми УрО РАН (SYCO), Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER).

Самыми северными местонахождениями ясколки Крылова являются: Новая Земля, VII 1904, Р. Ниман (LE); юго-западная часть о-ва Вайгач (район бухты Варнека), защищенный каменистый склон близ северо-восточного берега бухты Варнека, 16 VIII 1934, А. И. Толмачев (SYCO); In insula Vaigatch maris glaciali. Ad sinum Warneskii. 16 VIII 1934, A. Tolmatchev (SYCO); Троицко-Печорский р-н, около 10 км к северо-северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, восточный предел хр. Маньемки, мохово-ерниковая тундра в седловине (около 780 м над ур. м.), 8 VIII 1985, А. Н. Лавренко (SYCO) N 330; Интинский район, левый берег реки Кожим, около 15 км выше устья реки Лимбеко-Ю, устье ручья Тэла-Шор, галечниковый берег ручья, 18 VII 1984, А. Н. Лавренко, Прилежаев (SYCO) N 446; там же, горно-тундровый пояс на высоте 950 м, ерниково-моховая каменистая тундра, 11 VII 1989, А. Н. Лавренко (SYCO) N 1401; Северный Урал, Муравьиный камень, северо-восточный склон горы Хусь-Ойка, 61°30′ с. ш., 59°30′ в. д., тундра, 30 VII 1943, К. Н. Игошина (LE); Северный Урал, седловина между горами Ялпинг-Ньер и Хомки-Чахл, 17 VII 1951, П. Л. Горчаковский (SVER); Северный Урал, гора Ялпинг-Ньер, западный склон, субальпийский луг на высоте 950 м, 16 VII 1951, П. Л. Горчаковский (SVER).

Особи с железистым опушением цветоносов в нижней части чашелистиков. В норме базальные побеги ясколки Крылова укороченные, крепкие, густо олиственные в отличие от слабых, тонких базальных побегов с удлиненными междоузлиями ясколки енисейской. У ясколки Крылова листья яйцевидные, опушенные простыми волосками, в то время как у ясколки енисейской листья эллиптические, голые, иногда по краю с ресничками. Нижняя часть стебля и листья ясколки Крылова слабо опушены или почти голые, особенно в травяно-моховых тундрах. Чаще всего слабоопушенные особи ясколки Крылова наблюдались на выходах ультраосновных пород — дунитов и пироксенитов. На горе Конжаковский Камень у Иовского провала ясколка Крылова встречается на открытых выходах дунита, а на горе Косьвинский Камень — на дуните и пироксените. Опушение особей здесь значительно слабее, чем на других породах (пироксенитах) — стебли опушены только у цветоносов, в основном железистыми волосками с примесью простых отстоящих волосков. Листья почти голые, с редкими ресничками по краю. На открытых выходах дунита наблюдалось также антоциановое окрашивание верхних частей растения.

У просмотренных экземпляров ясколки Крылова с восточного склона горы Конжаковский Камень (верховья реки Конжаковки, 8 VII 1962, Е. А. Шурова (SVER)) листья ресничтатые, голые, чашелистики голые по краю. У особей, собранных на южном склоне горы Конжаковский Камень (на галечнике реки Восточный Катышер, в субальпах, 14 VI 1962, Е. А. Шурова (SVER)), листья голые, стебли в нижней части слабо опушенные. Листья по форме от эллиптических до яйцевидных, с ресничками по краю, шире 4 мм, чашечка 4.5—5 мм дл., а у ясколки енисейской чашечка, как правило, до 4 мм дл.

У ясколки Крылова с Приполярного Урала (южное подножие хр. Саленар, на моренных отложениях, 22 VII 1970, С. Г. Шиятов (SVER); восточный склон горы Неройка, 1646 м над ур. м., отрог к югу от р. Шайтанка, 26 VII 1989, М. С. Князев (SVER)) стебли крепкие, прямостоячие, количество цветков большей частью 5.

Имеются сборы ясколки Крылова на Полярном Урале: в 3 км к юго-востоку от горы Черной, на галечнике ручейка, местообитание сырое, 380 м над ур. м., 25 VII 1962, С. Г. Шиятов (SVER); у подножия горы Степь-Рузь, в сфагновом болоте, 12 VII 1965, К. Н. Игошина (LE).

Таким образом, высокогорный эндемик ясколка Крылова кроме горных вершин Южного Урала спорадически встречается на Северном Урале и далее на вершинах Приполярного и Полярного Урала с единичным местонахождением на Новой Земле.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Горчаковский П. Л.* Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. АН СССР. Урал. фил. ин-та экологии растений и животных. Вып. 66. Свердловск, 1969. 286 с.

*Красная* книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области) / Под ред. В. Н. Большакова и П. Л. Горчаковского. Екатеринбург, 1996. 279 с.

*Шишкин Б. К.* Новые виды ясколки с Уральского хребта // Тр. Томск. гос. ун-та памяти П. Н. Крылова. Т. 116. Томск, 1951. С. 129—133.

*Шурова Е. А.* О внутрипопуляционной изменчивости морфологических признаков *Cerastium krylovii* Schischk. et Gorczak. с горы Конжаковский Камень // Экология. 1970. № 5. С. 98—100.

*Шурова Е. А.* Эндемизм и формообразование в семействе *Caryophyllaceae* на Урале (на примере рода *Cerastium*): Автореф. канд. дис. ... Свердловск, 1971. 24 с.

## SUMMARY

A revision of herbarium specimens earlier ascribed to *Cerastium jenisejense* Hult. from the North, Subpolar and Polar Ural Mountains has shown that some of them belong to *Cerastium krylovii* Schischk. et Gorczak., the species that was earlier found only in the Middle and South Ural Mountains.

УДК 581.526.53 (571.55)

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

© Е. О. Головина

# НИТЕЛИСТНИКОВЫЕ СТЕПИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ОНОНСКОЙ ДАУРИИ

## E. O. GOLOVINA. THE *FILIFOLIUM SIBIRICUM* STEPPES OF THE WESTERN PART OF THE ONON DAHURIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: golovin@comlink.spb.ru

Поступила 26.08.2008
Окончательный вариант получен 02.09.2008

По результатам исследования нителистниковых степей западной части Ононской Даурии выявлено 9 ассоциаций формации Filifolieta sibiricae. Сообщества *Filifolium sibiricum* наиболее типичны для горного лесостепного пояса, где занимают различные местообитания, но по крутым южным склонам заходят также и в нижний лесной пояс. При этом каждый пояс характеризуется своим набором ассоциаций нителистниковых степей. В лесостепном поясе широко распространены сообщества ассоциаций (Herbo variae)—Scutellario baicalensis—Filifolietum sibiricae, (Herbo variae)—Spiraeo pubescentis—Filifolietum sibiricae, (Herbo variae)—Artemisio monastachyae—Filifolietum sibiricae (с 4 субассоциациями) и (Herbo variae)—Festuco litvinovii—Filifolietum sibiricae. Реже встречаются нителистниковые степи ассоциации (Herbo variae)—Koelerio cristatae—Filifolietum sibiricae. В лесном поясе представлены сообщества ассоциаций (Herbo variae)—Potentillo acervatae—Filifolietum sibiricae, (Herbo variae)—Lespedezo junceae—Filifolietum sibiricae, (Herbo variae)—Artemisio macilentae—Filifolietum sibiricae и (Herbo variae)—Pulsatillo turczaninovii—Filifolietum sibiricae.

Ключевые слова: нителистниковые (*Filifolium sibiricum* (L.) Kitam.) степи, Ононская Даурия, классификация растительности.

Нителистниковые степи играют большую роль в растительном покрове горной лесостепи Восточного Забайкалья, северо-восточной Монголии и северо-восточного Китая (Пешкова, 1966). В несколько меньшей степени они распространены в Западном Забайкалье (Сергиевская, 1951; Рещиков, 1961). В целом же ареал формации *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam. простирается от Приангарья на западе (Пешкова, 1958а) до лесостепных островов на Дальнем Востоке — Зейско-Буреинского и Приханкайского (Куренцова, 1962; Ярошенко, 1958).

Следует отметить, что нителистниковые степи занесены в список редких и нуждающихся в охране растительных сообществ Сибири, как представляющие собой эталон растительности горной лесостепи Восточного Забайкалья (Зеленая книга Сибири, 1996).

Нителистниковые степи Восточного Забайкалья привлекали внимание многих исследователей. Подробные сведения о сообществах этой формации, характерных для восточных районов территории, содержатся в работах М. А. Рещикова (1954), Г. А. Пешковой (1958б, 1963), Л. П. Сергиевской (1964), А. А. Горшковой (1966), в коллективном труде «Алкучанский Говин» (1964). В западных районах сообщества *Filifolium sibiricum*, находящиеся на пределе высотного распространения в предгорьях хр. Хэнтэй, изучала Б. И. Дулепова (1981, 1983а, б). Работы А. В. Куминовой (1938), Л. П. Сергиевской (1959), В. А. Барицкой (1979), Б. И. Дулеповой (1993) посвящены описанию нителистниковых степей всего Восточного Забайкалья в целом. Наши исследования, проведенные в западной части Ононской Даурии — на левобережье р. Онон между 49°15′—51°40′ с. ш. и 110°45′—115°45′ в. д., позволили получить новые данные о разнообразии сообществ *Filifolium sibiricum*, распространенных в западных районах Восточного Забайкалья.

## Природные условия района исследований

Рельеф исследуемой территории определяют вытянутые с юго-запада на северо-восток горные хребты (Онон-Бальджинский, Становик, Могойтуйский и др.), разделенные долинами рек и межгорными депрессиями (Алтано-Кыринской, Акшинской и др.). На западе местности преобладает среднегорье с высотами до 1200—1600 м (здесь и далее указана высота над ур. м.), днища межгорных впадин лежат на 900 м. Для восточной части характерны низкие горы высотой до 800—1000 м и плоскогорья, приподнятые на 600 м.

Климат резко континентальный. В зависимости от высоты местности изменяются термический режим и количество выпадающих осадков. Средняя температура января в лесостепном поясе колеблется от –22 до –26 °С, средняя температура июля — от +16° до +20 °С. Такой разброс климатических показателей определяется возрастанием амплитуды годовых температур с уменьшением высоты местности в направлении с запада на восток. Годовая сумма осадков составляет 300—350 мм, в юго-восточной части — 250—300 мм. Продолжительность безморозного периода 80—120 дней, хотя самые поздние заморозки могут отмечаться в начале июля, а самые ранние — в начале августа. Сумма температур воздуха за период с температурами выше 10 °С—1600—1800 °С, на крайнем юго-востоке изученной территории — 1800—2000 °С. В нижнем лесном поясе средняя температура января от –22 до –24 °С, июля — 14—16 °С. В зависимости от высоты местности здесь выпадает 350—400 либо 400—500 мм осадков в год. Длительность безморозного периода 55—80 дней. Сумма температур воздуха за период с температурами выше 10 °С — 1400—1600 °С. Яркая черта климата Даурии — крайне неравномерное распределение осадков в течение года. Зимой выпадает не более 4.5 % от их годовой суммы, что определяет незначительную высоту снежного покрова, не превышающего 10 см. Апрель, май и июнь характеризуются засушливой погодой. Именно в этот период отмечаются самая низкая в году влажность воздуха — до 35 %, в отдельные дни — до 10—15 %. Во второй половине лета усиливается циклоническая деятельность, способствующая выносу морского воздуха муссонной циркуляции с Тихого океана. В июле и августе выпадает 60—80 % годовых осадков. Осенью количество осадков относительно невелико (Некипелов, 1957; Горшкова, 1966; Атлас Забайкалья, 1967).

Западная часть Ононской Даурии находится в полосе островного распространения вечной мерзлоты, мощность которой до 30 м. Зимой сезонная мерзлота смыкается с вечномерзлотной толщей. Наличие мерзлоты определяет пониженный температурный режим почвы и оказывает большое влияние на ее влажность. Так, весной и в начале лета наблюдается сильное иссушение поверхностных слоев почвы, в то время как на глубине более 1 м в результате оттаивания сезонной мерзлоты отмечается достаточное увлажнение (Горшкова, 1979). Почвы под нителистниковыми степями представлены горными бескарбонатными, малокарбонатными и мучнисто-карбонатными черноземами. Общими для них являются укороченный профиль, малое содержание гумуса (2—4 %), промытость от легкорастворимых солей. Реакция почвенного раствора верхних горизонтов близка к нейтральной (Ногина, 1964). Механический состав почв — легкие суглинки и супеси, как правило, в той или иной (часто значительной) степени обогащенные щебнем. Формируются они на элювио-делювии различных горных пород — аргиллитовых и алевролитовых сланцев, гранитов, песчаников, туфов. В лесостепном поясе среди почвообразующих пород преобладают сланцы.

Для исследуемой территории характерна высотно-поясная дифференциация растительности. Подгольцовый пояс лиственничных (*Larix gmelinii*) редколесий и зарослей кедрового стланика (*Pinus pumila*) занимает высоты свыше 1900 м. Ниже высот 1500—1700 м простирается верхний лесной пояс, в составе которого преобладают кедрово-лиственничные, лиственнично-кедровые и кедровые (*Pinus sibirica*) леса. В нижнем лесном поясе распространены лиственничники, реже сосняки из *Pinus sylvestris*, преимущественно с подлеском из *Rhododendron dahuricum*. Здесь же, как правило, на высоте не более 1300—1400 м по крутым южным склонам встречаются участки разнотравных (*Potentilla acervata*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Sanguisorba officinalis*) и нителистниковых степей. Ниже 1200—1250 м на юге и 900 м на севере исследуемой территории нижний лесной пояс сменяется лесостепным (Предбайкалье и Забайкалье, 1965; Атлас Забайкалья, 1967; Галанин, Беликович, 2004).

Для растительного покрова лесостепного пояса характерны 3 основных компонента. Леса, в первую очередь, лиственничные, а также сосновые из *Pinus sibirica*, *P. krylovii* и березняки из *Betula platyphylla*, приурочены в основном к северным склонам, хотя по западинам встречаются и на южных. На небольших высотах (600—700 м) леса формируются лишь в наиболее увлажненных вогнутых частях северных склонов. Степи развиты, как правило, на южных склонах, однако могут быть распространены на склонах всех экспозиций, особенно в сниженной восточной части исследуемой территории. Характерная черта изучаемого региона — широкое распространение разнотравных степей, в которых всегда обильны *Filifolium sibiricum*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Aconogonon angustifolium*, *Stellera chamaejasme*, *Pulsatilla turczaninovii* и др. При этом из всех видов разнотравья *F. sibiricum* играет, как правило, ведущую роль. В литературе степи данного типа получили название нителистниковых (Куминова, 1938; Лавренко, 1940, 1956; Юнатов, 1950; Сергиевская, 1951, 1959; Рещиков, 1954, 1961; Пешкова, 1958а, 1966; Дулепова, 1993, и др.). Третьим компонентом растительного покрова являются своеобразные сообщества ксеро-мезофильных низкорослых деревьев и кустарников (Камелин, 1987, 1994) из *Armeniaca sibirica*, *Spiraea aquilegifolia*, *S. pubescens*, *Ulmus macrocarpa*, *Rhamnus parvifolia*, приуроченные к крутым и умеренно крутым каменистым южным склонам.

## Материалы и методика

Материалом для написания статьи послужили 234 описания нителистниковых степей, выполненных в ходе полевых исследований 2005—2007 гг. Использовались принципы эколого-фитоценотической классификации. При выделении синтаксонов учитывались как доминантные, так и детерминантные виды. Флористическая однородность синтаксонов проверялась в объеме каждой из детерминантных групп с использованием критерия Кокрена (Василевич, 1985, 1995). При характеристике экологии отдельных видов мы опирались на собственные наблюдения и литературные данные (Горшкова, 1966, 1971; Горшкова, Копытова, Спивак, 1968; Методические.., 1974; Горшкова, Зверева, 1982; Дулепова 1993). Данные о типах жизненных форм растений взяты из вышеперечисленных работ А. А. Горшковой, а также И. В. Борисовой, Т. А. Поповой (1984) и «Флоры Сибири» (1987—1997). Названия большинства растений приводятся в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995), видов рода *Stipa* — в соответствии с «Флорой Центральной Сибири» (1979).

Следует оговорить, что само название формации — Filifolieta sibiricae, — возможно, нуждается в корректировке, поскольку в сообществах всех выделенных нами синтаксонов обильно разнотравье. Оно играет примерно такую же роль, как и *Filifolium sibiricum*, лишь немного уступая ему в проективном покрытии. Возможно, данную формацию корректнее называть разнотравно-нителистниковой. Но мы следуем установившейся в литературе традиции и рассматриваем соответствующие сообщества как нителистниковые степи. Значительная роль разнотравья отражена нами в наименованиях ассоциаций посредством добавления словосочетания «Herbo variae» перед бинарным названием.

## Характеристика ассоциаций нителистниковых степей

Флористический состав нителистниковых степей довольно богат. По данным описаний, число видов в отдельных сообществах колеблется от 20 до 54, в целом же в 234 описаниях отмечено 186 видов. В нителистниковых степях всегда обильно многолетнее разнотравье. В его составе преобладают стержнекорневые травы, нередко имеющие разветвленный многоглавый каудекс: *Stellera chamaejasme*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Potentilla tanacetifolia*, *Lespedeza juncea*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Aconogonon angustifolium*, *Stemmacantha uniflora*, *Eremogone capillaris*, *Potentilla leucophylla*, *Amblynotus rupestris*. Стержнекорневым поликарпиком является и эдификатор сообществ *Filifolium sibiricum*. В литературе неоднократно указывалось на преимущество этой биоморфы в местообитаниях, характеризующихся каменистым субстратом, значительной амплитудой суточных и годовых температур воздуха и почвы, частым иссушением поверхностных слоев последней (Рещиков, 1961; Горшкова, 1966, 1971; Юрцев, 1978; Дулепова, 1993). Именно в таких условиях развивается большинство типов нителистниковых степей. Для сообществ *Filifolium sibiricum* характерны травянистые растения и других жизненных форм: корневищные *Iris uniflora*, *Pardanthopsis dichotoma*, *Pedicularis rubens*, *Leontopodium leontopodioides*, *Leibnitzia anandria*, корневищно-луковичные *Allium senescens*, *A. bidentatum*, *A. tenuissimum*, корнеотпрысковые *Astragalus tenuis*, *Cymbaria daurica* и др. Дерновинные злаки (*Festuca lenensis*, *F. litvinovii*, *Poa botryoides*, *Stipa sibirica* s. l., *Koeleria cristata* и др.) играют подчиненную роль. Осоки постоянны, но их доля в общем проективном покрытии, как правило, невелика. Наиболее обычна *Carex argunensis*, в сообществах, развитых в условиях несколько повышенного увлажнения, принимает участие *Carex pediformis*. Монокарпики немногочисленны, к ним относятся многолетняя *Saposhnikovia divaricata*, одно-, двулетние *Orostachys malacophylla*, *Chamaerhodos erecta*, *Dontostemon integrifolius*, *D. micranthus*, *Amethystea caerulea*. Роль полудревесных растений незначительна. Из полукустарничков постоянным компонентом выступает лишь *Ptilotrichum dahuricum*. Полукустарник всего один — тяготеющая к каменистым эродированным участкам склонов *Artemisia gmelinii*. Во всех сообществах *Filifolium sibiricum* обычен низкий стелющийся кустарничек *Thymus dahuricus*. Для многих типов нителистниковых степей характерно участие кустарника *Pentaphylloides parvifolia*, в некоторых заметную роль играют и другие кустарники — *Spiraea aquilegifolia*, *S. pubescens*, а также низкорослое кустовидное деревце *Armeniaca sibirica*. Участие эпигейных мхов и лишайников крайне незначительно.

Следует отметить, что описанные нами разнотравно-нителистниковые степи слабо затронуты антропогенным влиянием. Подавляющее большинство их никогда не распахивалось и в настоящее время подвергается слабой либо умеренной пастбищной нагрузке.

Нителистниковые степи наиболее широко распространены в лесостепном поясе, где встречаются в разнообразных местообитаниях. Кроме того, по южным склонам они заходят и в нижний лесной пояс. Для каждого пояса характерен свой набор ассоциаций формации Filifolieta sibiricae; не отмечено ни одного синтаксона, сообщества которого были бы распространены в обоих поясах. По всей видимости, в первую очередь, это связано с различиями мезоклимата. Все сообщества *Filifolium sibiricum*, развитые в пределах одного пояса, имеют ряд общих черт.

### *Нителистниковые степи лесостепного пояса*

Ассоциации лесостепного пояса дифференцируются группой видов *Scutellaria baicalensis* (см. таблицу). Более половины из них не отмечены в степных сообществах лесного пояса как по нашим данным, так и по литературным (Дулепова, 1981, 1983а, б, 1993; Арбузова, Дулепова, 1989). Остальные виды встречаются редко и обычно представлены единичными особями. В экологическом отношении данная группа неоднородна. В ее состав входят как ксерофиты (*Potentilla leucophylla*, *P. sericea*, *Pulsatilla tenuiloba*, *Arctogeron gramineum* и др.), так и более мезофильные виды — *Scutellaria baicalensis*, *Adenophora gmelinii*. Неодинакова и ценотическая роль этих растений. Среди них есть как субдоминанты ряда сообществ, например *Pulsatilla tenuiloba*, *Arctogeron gramineum*, обильные на сильнощебнистых почвах, так и виды, доля которых в общем проективном покрытии травостоя незначительна — *Potentilla sericea*, *Polygala tenuifolia*. Общим для них является то, что все они относятся к группе горно-степных или (*Stipa baicalensis*) собственно степных видов (Малышев, Пешкова, 1984; Пешкова, 2001) и представляют собой типичные компоненты флоры степных сообществ лесостепного пояса. Их ничтожно малое участие в степях нижнего лесного пояса, по всей видимости, обусловлено, в первую очередь, климатическими причинами. Для нителистниковых степей лесостепного пояса характерен низкорослый (высота 20—40 см) в той или иной степени изреженный (общее проективное покрытие 30—60 %) травостой, в котором нередко выделяются два хорошо обособленных подъяруса. Общая черта всех сообществ — участие кустарника *Pentaphylloides parvifolia*. Из злаков наибольшую роль играют типчаки — *Festuca litvinovii* и *F. lenensis*. В лесостепном поясе выявлено 5 ассоциаций нителистниковых степей.

1. Асс. (Herbo variae)—Festuco litvinovii—Filifolietum sibiricae (разнотравно-литвиновотипчаково-нителистниковая).

Сообщества этой ассоциации характерны для низких гор, высоты которых не превышают 1000 м. В исследованном районе они распространены в бассейне р. Аги, на междуречье рек Аги и Онона, в сниженных северо-восточных предгорьях хр. Эрмана. Встречаются в диапазоне высот от 650 до 1000 м на вершинах сопок и склонах различной крутизны (10—35°) и экспозиции, чаще южной. Почвы всегда сильнощебнистые, развитые на элювио-делювии сланцев. Нередко сообщества данной ассоциации формируются на участках с выходами сланцевого плитняка. Их роль велика в растительном покрове сопок с крутыми каменистыми склонами. На более пологих формах рельефа широкое развитие получают ковыльники из *Stipa baicalensis*, тогда как небольшие участки разнотравно-литвиновотипчаково-нителистниковой степи встречаются лишь по щебнистым вершинам сопок. В составе ассоциации отмечено 104 вида. Видовая насыщенность сообществ довольно низкая — от 23 до 44, чаще около 30 видов на 100 м$^2$. Общее проективное покрытие 50—60 %. Первый подъярус высотой 20—25 см сильно разрежен — его

Фитоценотическая характеристика нителистниковых степей (Filifolieta sibirica) западной части Ононской Даурии

| | Ассоциации лесостепного пояса | | | | | | | | Ассоциации нижнего пояса | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Номера синтаксонов | 1 | 2.1 | 2.2 | 2.3 | 2.4 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Число описаний | 26 | 34 | 35 | 36 | 14 | 19 | 17 | 7 | 5 | 10 | 17 | 13 |
| Общее проективное покрытие, % | 50—60 | 45 | 50—55 | 50—55 | 45—50 | 50 | 55—60 | 50—60 | 60—70 | 50—60 | 65—75 | 50—65 |
| Общее число видов в ассоциации | 106 | 137 | | | | 119 | 110 | 74 | 71 | 81 | 83 | 82 |
| Среднее число видов на 100 м$^2$ | 30 | 30 | 37 | 45 | 40 | 45 | 40 | 35 | 40 | 35 | 40 | 35 |
| *Filifolium sibiricum* | 9 100 | 8 100 | 10 100 | 9 100 | 10 100 | 9 100 | 25 100 | 11 100 | 22 100 | 13 100 | 11 100 | 15 100 |
| *Aconogonon angustifolium* | 3 96 | 2 91 | 3 97 | 2 100 | 2 100 | 1 84 | 1 71 | 3 100 | 1 100 | 1 100 | 1 94 | + 69 |
| *Bupleurum scorzonerifolium* | + 70 | + 74 | 1 94 | 2 97 | 3 86 | 3 95 | 3 94 | + 86 | 4 80 | + 70 | 3 100 | 2 92 |
| *Koeleria cristata* | 5 96 | 1 85 | 2 89 | 1 75 | 1 79 | + 53 | 1 65 | 10 100 | 6 100 | 4 100 | 6 100 | 6 100 |
| *Stipa sibirica* s. l. | + 26 | + 24 | + 20 | + 8 | 1 79 | 2 89 | 2 94 | + 29 | + 60 | 3 70 | 3 100 | 1 77 |
| *Poa botryoides* | | + 32 | + 29 | 1 53 | 2 57 | + 26 | + 29 | | 4 100 | 1 90 | 5 94 | 5 100 |
| *Artemisia macilenta* | + 19 | + 15 | + 9 | | + 43 | 1 58 | 1 88 | 1 29 | 3 60 | 3 90 | 5 88 | 8 92 |
| *Stellera chamaejasme* | + 85 | 1 91 | + 86 | 1 94 | + 57 | + 63 | 2 82 | + 71 | 3 100 | 2 90 | 1 59 | + 38 |
| *Pulsatilla turczaninovii* | + 44 | + 29 | + 37 | 1 61 | + 79 | 2 95 | + 88 | 1 100 | 3 100 | 5 90 | 2 100 | + 77 |
| *Eremogone capillaris* | 3 96 | 3 97 | 1 97 | 1 81 | 1 71 | + 74 | 1 47 | 1 100 | + 80 | 1 90 | + 88 | + 92 |
| *Thymus dahuricus* | + 85 | + 97 | + 60 | + 69 | + 86 | + 79 | 1 35 | + 86 | 3 100 | 1 60 | + 76 | 4 100 |
| *Carex argunensis* | 1 30 | 1 68 | 1 71 | 1 50 | + 57 | + 11 | + 29 | | 2 80 | + 20 | 2 71 | 1 77 |
| *Ptilotrichum dahuricum* | + 93 | + 91 | + 100 | + 92 | 1 100 | + 100 | + 100 | + 57 | 1 100 | + 30 | 1 100 | + 92 |
| *Artemisia commutata* | 1 70 | + 3 | | + 3 | | | | 3 57 | | + 10 | | + 8 |
| *Gypsophila davurica* | + 48 | + 15 | + 63 | + 50 | + 36 | 1 58 | 1 82 | + 43 | | 1 30 | + 47 | + 23 |
| *Silene jeniseensis* | 1 89 | + 91 | + 97 | + 94 | 1 86 | + 63 | + 53 | 3 86 | + 80 | + 50 | + 76 | + 92 |
| *Festuca litvinovii* | 6 74 | + 18 | 2 17 | 2 17 | + 7 | + 11 | + 6 | 4 86 | | | | 3 23 |
| *Schizonepeta multifida* | + 26 | + 6 | + 11 | + 11 | + 29 | 1 79 | + 59 | + 29 | 2 100 | + 80 | 1 94 | + 100 |
| *Allium senescens* | | | + 9 | + 8 | + 36 | + 32 | + 6 | + 71 | 2 80 | 1 40 | 1 100 | + 92 |
| *Youngia tenuifolia* | + 81 | + 50 | + 89 | 1 92 | + 71 | + 53 | + 53 | 1 100 | + 100 | + 90 | + 88 | |
| *Stemmacantha uniflora* | + 74 | + 71 | + 74 | + 47 | + 86 | + 84 | + 94 | + 43 | + 80 | 1 90 | + 100 | + 92 |

*Продолжение таблицы*

| | Ассоциации лесостепного пояса | | | | | | | | Ассоциации нижнего пояса | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Номера синтаксонов | 1 | 2.1 | 2.2 | 2.3 | 2.4 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Число описаний | 26 | 34 | 35 | 36 | 14 | 19 | 17 | 7 | 5 | 10 | 17 | 13 |
| Общее проективное покрытие, % | 50—60 | 45 | 50—55 | 50—55 | 45—50 | 50 | 55—60 | 50—60 | 60—70 | 50—60 | 65—75 | 50—65 |
| Общее число видов в ассоциации | 106 | 137 | | | | 119 | 110 | 74 | 71 | 81 | 83 | 82 |
| Среднее число видов на 100 м² | 30 | 30 | 37 | 45 | 40 | 45 | 40 | 35 | 40 | 35 | 40 | 35 |
| *Stellaria cherleriae* | + 81 | + 85 | + 89 | + 78 | + 100 | + 79 | + 41 | 1 86 | + 60 | + 80 | + 47 | + 31 |
| *Androsace incana* | + 44 | + 94 | + 91 | + 92 | + 71 | + 53 | + 71 | + 71 | + 100 | + 30 | + 65 | + 62 |
| *Dianthus versicolor* | + 67 | + 41 | + 91 | + 94 | + 57 | + 32 | + 35 | + 100 | + 100 | + 40 | + 53 | + 92 |
| *Leibnitzia anandria* | + 30 | + 26 | + 37 | + 56 | + 64 | + 74 | + 88 | | + 100 | + 20 | + 76 | + 46 |
| *Amblynotus rupestris* | + 70 | + 68 | + 89 | + 78 | + 50 | + 58 | + 35 | | + 60 | + 60 | + 6 | + 15 |
| *Scorzonera austriaca* | + 74 | + 44 | + 83 | + 89 | + 79 | + 68 | + 29 | + 86 | + 80 | + 70 | + 71 | + 15 |
| *Orostachys malacophylla* | + 44 | + 18 | + 54 | + 53 | + 29 | + 5 | | + 86 | + 40 | + 60 | + 6 | + 77 |
| *Pedicularis rubens* | + 41 | + 29 | + 46 | + 58 | + 7 | + 5 | + 18 | + 14 | + 40 | + 20 | + 24 | + 31 |
| *Astragalus membranaceus* | | + 12 | + 49 | + 75 | + 57 | + 21 | + 41 | | + 60 | + 20 | + 6 | + 23 |
| *Heteropappus altaicus* | | + 18 | + 29 | + 31 | + 7 | + 11 | + 24 | + 14 | + 40 | + 20 | 1 65 | + 77 |
| *Allium tenuissimum* | + 41 | + 41 | + 40 | + 25 | + 93 | + 84 | + 71 | + 14 | | + 40 | | |
| *Sedum aizoon* | + 15 | + 12 | + 11 | + 11 | + 36 | + 84 | + 29 | + 29 | + 80 | + 10 | + 53 | + 38 |
| *Astragalus adsurgens* | | + 6 | + 23 | + 28 | + 14 | + 5 | + 41 | | + 60 | | + 29 | + 85 |
| *Scabiosa comosa* | + 15 | + 18 | + 31 | + 36 | | | + 59 | | | + 10 | + 47 | + 62 |
| *Artemisia frigida* | + 37 | + 21 | | + 3 | + 14 | + 21 | + 29 | | | + 30 | + 6 | |
| *Alyssum obovatum* | + 11 | + 24 | + 26 | + 25 | + 7 | + 11 | | + 71 | | | | |
| *Dontostemon integrifolius* | | | + 6 | + 6 | + 7 | + 53 | | | + 20 | | + 24 | + 15 |
| *Orostachys spinosa* | 3 67 | + 21 | + 3 | + 3 | + 7 | + 5 | | + 14 | | | | |
| *Poa argunensis* | 1 85 | + 41 | + 51 | 1 47 | + 36 | + 26 | + 35 | 1 57 | | + 10 | | |
| *Potentilla sergievskajae* | + 19 | + 3 | | | + 7 | + 5 | + 12 | | | | | |
| *Crepis crocea* | + 26 | + 6 | | | + 7 | | + 12 | | | | | |

| | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Scutellaria baicalensis* | 1 89 | 1 44 | + 17 | + 28 | 1 50 | 2 63 | 3 82 | + 29 | | | | |
| *Pentaphylloides parvifolia* | 3 89 | 1 88 | 1 71 | 1 89 | 2 93 | 2 89 | 1 53 | 1 86 | | | | |
| *Festuca lenensis* | 1 15 | 3 76 | 7 83 | 5 86 | 5 93 | 2 74 | 3 71 | | | | | |
| *Arctogeron gramineum* | 4 96 | 10 94 | 3 89 | 1 44 | + 64 | + 16 | 1 29 | 1 86 | | 1 20 | | |
| *Pulsatilla tenuiloba* | 4 85 | 7 100 | 2 77 | 1 69 | 1 71 | + 26 | + 24 | 3 86 | | | | + 15 |
| *Potentilla leucophylla* | 1 96 | 1 94 | + 97 | + 97 | + 100 | + 79 | + 100 | + 57 | | | + 35 | |
| *Stipa baicalensis* | + 19 | + 12 | + 26 | + 25 | + 29 | 1 42 | 4 88 | + 14 | | 1 20 | | + 8 |
| *Allium bidentatum* | + 26 | + 32 | + 54 | + 39 | + 43 | + 21 | + 41 | | | | | |
| *Adenophora gmelinii* | + 4 | + 6 | + 11 | + 39 | + 21 | + 5 | + 41 | | | | + 6 | |
| *Polygala tenuifolia* | | + 21 | + 11 | + 17 | + 14 | + 37 | + 24 | + 14 | | + 10 | | |
| *Potentilla sericea* | + 11 | + 18 | + 11 | + 6 | + 14 | + 5 | | + 57 | | | | |
| *Bupleurum bicaule* | 1 30 | + 12 | + 29 | + 14 | 1 29 | | + 6 | | | | | |
| *Cymbaria daurica* | + 19 | + 24 | + 3 | | + 29 | + 32 | + 29 | | | | | |
| *Artemisia monostachya* | + 11 | 7 97 | 8 94 | 4 89 | 4 79 | + 11 | + 24 | + 57 | 2 40 | | 3 18 | 3 31 |
| *Phlojodicarpus sibiricus* | + 22 | + 56 | 3 89 | 3 100 | 3 79 | + 16 | + 35 | 1 43 | | | | |
| *Festuca sibirica* | + 15 | + 6 | 1 74 | 2 78 | 2 79 | 1 26 | + 41 | 1 29 | | | | |
| *Potentilla verticillaris* | + 37 | + 53 | + 57 | + 50 | + 50 | + 32 | + 47 | | | | + 24 | + 15 |
| *Erysimum flavum* | + 15 | + 44 | + 23 | + 28 | + 29 | + 16 | | + 14 | | | | |
| *Allium burjaticum* | + 37 | + 35 | 3 74 | 1 56 | + 36 | | 1 24 | | | | | + 38 |
| *Alyssum lenense* | + 30 | + 29 | + 57 | + 44 | + 29 | + 21 | + 12 | + 14 | | + 50 | | + 31 |
| *Oxytropis mixotriche* | + 37 | + 32 | + 66 | + 78 | + 29 | + 11 | + 12 | + 14 | | | | |
| *Aster alpinus* | + 30 | + 6 | + 63 | + 94 | | | | + 86 | + 80 | + 20 | + 47 | + 46 |
| *Carex nanella* | + 22 | + 3 | + 26 | 1 36 | + 21 | + 11 | + 18 | | | | | |
| *Thalictrum appendiculatum* | + 4 | | + 7 | + 47 | | + 11 | + 24 | + 43 | + 80 | | + 18 | + 8 |
| *Lupinaster pentaphyllus* | | | + 3 | + 58 | + 14 | + 5 | | + 14 | + 40 | + 10 | | |
| *Bistorta alopecuroides* | | + 6 | + 9 | + 75 | + 14 | | | + 29 | + 20 | | | |
| *Hemerocallis minor* | | | + 3 | + 33 | + 14 | | + 18 | + 14 | 1 100 | + 50 | + 76 | + 8 |
| *Iris uniflora* | | | + 3 | + 44 | + 7 | + 11 | + 12 | + 57 | + 20 | + 60 | + 6 | |
| *Adenophora tricuspidata* | | + 3 | + 9 | + 36 | + 7 | | | | + 20 | | + 6 | |
| *Potentilla acervata* | + 30 | + 9 | + 14 | + 64 | + 14 | + 21 | + 35 | 4 100 | 6 100 | 2 80 | 5 100 | 5 85 |
| *Sanguisorba officinalis* | | + 3 | + 26 | + 97 | + 21 | + 11 | + 12 | + 100 | + 20 | + 60 | + 29 | + 92 |

*Продолжение таблицы*

| | Ассоциации лесостепного пояса | | | | | | | | Ассоциации нижнего пояса | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Номера синтаксонов | 1 | 2.1 | 2.2 | 2.3 | 2.4 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Число описаний | 26 | 34 | 35 | 36 | 14 | 19 | 17 | 7 | 5 | 10 | 17 | 13 |
| Общее проективное покрытие, % | 50—60 | 45 | 50—55 | 50—55 | 45—50 | 50 | 55—60 | 50—60 | 60—70 | 50—60 | 65—75 | 50—65 |
| Общее число видов в ассоциации | 106 | 137 | | | | 119 | 110 | 74 | 71 | 81 | 83 | 82 |
| Среднее число видов на 100 м$^2$ | 30 | 30 | 37 | 45 | 40 | 45 | 40 | 35 | 40 | 35 | 40 | 35 |
| *Carex pediformis* | + 7 | + 3 | + 11 | 3 56 | + 43 | 3 84 | + 12 | 1 86 | 1 80 | 3 90 | 2 94 | + 77 |
| *Galium verum* | + 19 | + 6 | + 20 | 1 36 | 1 43 | 2 79 | + 12 | + 57 | + 20 | + 50 | + 12 | + 92 |
| *Potentilla tanacetifolia* | + 37 | + 50 | + 54 | + 28 | 2 79 | 2 89 | + 24 | | | 4 70 | 2 71 | + 8 |
| *Patrinia rupestris* | + 7 | + 6 | + 9 | + 6 | 1 71 | 1 89 | | | + 60 | + 40 | 2 88 | + 38 |
| *Vicia popovii* | + 7 | + 3 | + 17 | + 28 | + 71 | + 63 | | + 14 | | 1 90 | + 24 | |
| *Cleistogenes kitagawae* | | + 18 | + 9 | | + 57 | + 53 | + 47 | + 14 | | 1 80 | 1 41 | + 8 |
| *Armeniaca sibirica* | + 7 | + 15 | + 3 | + 3 | 1 79 | 2 74 | + 35 | | | + 10 | | |
| *Pardanthopsis dichotoma* | | | | | + 14 | + 53 | + 71 | | | | + 6 | |
| *Saposhnikovia divaricata* | + 4 | + 6 | + 3 | | + 36 | + 53 | + 53 | + 14 | | | + 29 | |
| *Astragalus tenuis* | | + 3 | + 3 | + 3 | + 21 | + 16 | + 53 | | | | | |
| *Haplophyllum davuricum* | + 26 | + 18 | + 17 | + 17 | + 57 | + 74 | + 47 | | | | | |
| *Potentilla semiglabra* | + 7 | + 9 | | | + 14 | + 26 | + 24 | | | | + 29 | |
| *Cleistogenes squarrosa* | | | | | + 7 | + 11 | + 24 | | | | | |
| *Lespedeza juncea* | 1 56 | + 44 | + 51 | + 28 | 3 100 | 1 68 | 2 88 | | 1 40 | 1 60 | 5 88 | |
| *Leontopodium leontopodioides* | + 26 | + 15 | + 20 | + 19 | + 29 | + 63 | 1 82 | + 14 | + 40 | + 50 | 1 94 | |
| *Spiraea pubescens* | + 7 | + 3 | + 3 | + 19 | + 21 | 5 63 | + 6 | + 14 | + 20 | | + 6 | |
| *Clematis hexapetala* | | | | | + 7 | 1 63 | + 18 | | | | | |
| *Saussurea salicifolia* | + 67 | + 53 | + 17 | + 11 | + 57 | 1 84 | + 6 | + 14 | | + 30 | | + 15 |
| *Lespedeza davurica* | + 11 | + 15 | | | 1 36 | 1 63 | + 12 | | | | | |
| *Ulmus macrocarpa* | | | | | | + 16 | | | | | | |
| *Vincetoxicum sibiricum* | | | | | | + 16 | | | | | | |

| | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Spiraea aquilegifolia* | + 11 | | + 3 | | + 7 | 1 68 | + 35 | | | | 1 24 | |
| *Artemisia gmelinii* | + 22 | + 9 | | | + 14 | 1 53 | + 18 | | + 20 | | 2 82 | + 8 |
| *Carex duriuscula* | | + 3 | + 6 | + 8 | + 29 | | + 35 | | 1 60 | + 30 | + 29 | |
| *Papaver rubro-aurantiacum* | + 19 | + 12 | + 14 | + 6 | | + 5 | | | + 40 | + 40 | | + 15 |
| *Delphinium grandiflorum* | | | + 3 | + 6 | | + 5 | | + 43 | + 60 | + 40 | + 29 | + 15 |
| *Artemisia desertorum* | + 4 | | + 3 | + 3 | | | + 6 | | + 20 | | + 6 | |
| *Potentilla matsuokana* subsp. *crebridens* | | | | | | | | | + 60 | | | + 23 |
| *Chamaerhodos erecta* | + 11 | + 3 | + 3 | | + 14 | + 32 | | + 14 | + 80 | + 30 | + 41 | 1 100 |
| *Oxytropis myriophylla* | + 11 | + 3 | + 20 | + 28 | | + 5 | + 6 | | + 60 | + 40 | + 65 | 1 85 |
| *Thalictrum petaloideum* | | | | + 6 | | | + 12 | | + 100 | + 10 | + 71 | + 46 |
| *Carex korshinskyi* | | | + 3 | | | | + 6 | | + 20 | + 10 | 1 59 | 1 54 |
| *Echinops latifolius* | | | | | | | + 6 | | | | + 76 | 1 85 |
| *Iris ivanovae* | | | | | | | | | | | + 65 | + 38 |
| *Artemisia mongolica* | | | | | | | | | | | + 53 | + 38 |
| *Agropyron cristatum* | + 11 | + 6 | | | + 14 | + 32 | + 41 | | | 1 90 | 2 41 | 1 92 |
| *Leontopodium conglobatum* | + 7 | | | + 25 | | | | + 14 | + 20 | | + 6 | + 92 |
| *Serratula centauroides* | + 7 | | + 3 | + 3 | + 7 | + 32 | + 24 | | | + 10 | | + 46 |
| *Helictotrichon schellianum* | | | + 14 | + 22 | + 14 | + 5 | + 6 | + 14 | + 40 | + 10 | + 18 | + 85 |
| *Lilium pumilum* | + 7 | | | | + 14 | + 11 | + 6 | + 43 | + 40 | + 50 | + 53 | |
| *Adenophora stenanthina* | | | | | | + 21 | + 29 | + 14 | | | + 53 | + 15 |
| *Veronica linariifolia* | + 15 | + 15 | + 11 | + 19 | | + 16 | + 12 | + 29 | | + 10 | + 6 | + 31 |
| *Dendranthema zawadskii* | + 7 | | + 11 | + 17 | + 7 | | + 6 | | | + 10 | | + 31 |
| *Saxifraga spinulosa* | + 19 | + 9 | + 9 | 1 19 | | | | | | | | |
| *Gentiana decumbens* | | + 3 | + 9 | + 3 | + 7 | | + 12 | | | + 10 | + 6 | |
| *Pedicularis striata* | | | + 17 | + 17 | | | + 12 | + 14 | | | + 12 | + 8 |
| *Heteropappus biennis* | + 7 | + 3 | + 6 | + 8 | + 7 | + 11 | + 12 | | | + 20 | | |
| *Linaria melampyroides* | + 7 | | + 6 | + 8 | + 7 | + 21 | + 6 | | | | | + 8 |
| *Euphorbia maackii* | | + 29 | + 6 | | | + 5 | | | | | | |
| *Thesium longifolium* | + 7 | + 9 | + 9 | + 8 | | + 5 | | | | + 10 | | + 8 |
| *Noccaea cochleariformis* | + 11 | | | + 11 | | | | | + 17 | + 10 | | |

*Продолжение таблицы*

| | Ассоциации лесостепного пояса | | | | | | | | Ассоциации нижнего пояса | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Номера синтаксонов | 1 | 2.1 | 2.2 | 2.3 | 2.4 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Число описаний | 26 | 34 | 35 | 36 | 14 | 19 | 17 | 7 | 5 | 10 | 17 | 13 |
| Общее проективное покрытие, % | 50—60 | 45 | 50—55 | 50—55 | 45—50 | 50 | 55—60 | 50—60 | 60—70 | 50—60 | 65—75 | 50—65 |
| Общее число видов в ассоциации | 106 | 137 | | | | 119 | 110 | 74 | 71 | 81 | 83 | 82 |
| Среднее число видов на 100 м$^2$ | 30 | 30 | 37 | 45 | 40 | 45 | 40 | 35 | 40 | 35 | 40 | 35 |
| *Pulsatilla multifida* | | | | + 17 | | | | + 14 | | + 10 | | |
| *Rheum rhabarbarum* | | | | | | + 5 | | | | + 10 | + 12 | + 23 |
| *Allium anisopodium* | + 4 | | + 3 | | | + 16 | + 6 | + 14 | | | | |
| *Scorzonera glabra* | | + 6 | | | | | | + 14 | | + 10 | + 12 | |
| *Polygonatum odoratum* | | | | | + 14 | + 11 | + 6 | | | | + 6 | |
| *Polygala sibirica* | | | | + 3 | | | | | | + 10 | | + 8 |
| *Vicia amoena* | | | | | | + 5 | + 6 | | + 20 | | | |

Примечание. Синтаксоны: 1 — асс. (Herbo variae)—Festuco litvinovii—Filifolietum sibiricae, 2 — асс. (Herbo variae)—Artemisio monostachyae—Filifolietum sibiricae: 2.1 — субасс. arctogeronetosum graminei, 2.2 — субасс. festucetosum lenensis, 2.3 — субасс. caricetosum pediformis, 2.4 — субасс. lespedezetosum junceae, 3 — асс. (Herbo variae)—Spiraeo pubescentis—Filifolietum sibiricae, 4 — асс. (Herbo variae)—Scutellario baicalensis—Filifolietum sibiricae, 5 — асс. (Herbo variae)—Koelerio cristatae—Filifolietum sibiricae, 6 — асс. (Herbo variae)—Potentillo acervatae—Filifolietum sibiricae, 7 — асс. (Herbo variae)—Pulsatillo turczaninovii—Filifolietum sibiricae, 8 — асс. (Herbo variae)—Lespedezo junceae—Filifolietum sibiricae, 9 — асс. (Herbo variae)—Artemisio macilentae—Filifolietum sibiricae. В столбце слева приводится среднее проективное покрытие, %; справа — постоянство, %. «+» — среднее проективное покрытие вида менее 1 %. Единично встречены: 1 — *Potentilla acaulis*, *Patrinia sibirica*, *Scorzonera curvata*, *Caragana microphylla*, *Goniolimon speciosum*, *Clausia aprica*, *Linaria buriatica*, *Chamaerhodos trifida*, *Thesium refractum*, *Ephedra monosperma*, *Iris potaninii*, *Ferulopsis hystrix*; 2.1 — *Astragalus suffruticosus*, *Oxytropis leptophylla*, *Rhamnus parvifolia*, *Oxytropis grandiflora*, *Lychnis sibirica*, *Stipa krylovii*; 2.2 — *Cotoneaster melanocarpus*, *Oxytropis leptophylla*, *Patrinia sibirica*, *Stipa krylovii*; 2.3. — *Kobresia filifolia*, *Adenophora crispata*; 2.4 — *Astragalus melilotoides*, *Rosa davurica*, *Silene repens*, *Chenopodium hybridum*; 3 — *Stellaria dichotoma*, *Ixeridium gramineum*, *Chenopodium hybridum*, *Silene repens*, *Amethystea caerulea*, *Eremogone juncea*, *Aconogonon divaricatum*, *Hypericum attenuatum*, *Viola variegata*, *Artemisia sericea*, *Leymus chinensis*, *Thalictrum squarrosum*; 4 — *Melilotoides ruthenica*, *Amethystea caerulea*, *Alyssum tortuosum*, *Erodium stephanianum*, *Axyris hybrida*, *Oxytropis filiformis*, *Caragana microphylla*, *Artemisia laciniata*, *Artemisia dracunculus*; 5 — *Thalictrum minor*, *Lychnis sibirica*; 6 — *Scorzonera radiata*; 7 — *Poa urssulensis*, *Rosa davurica*, *Artemisia tanacetifolia*, *Artemisia freyniana*, *Spiraea media*; 8 — *Linum baicalense*, *Ixeridium gramineum*, *Vicia unijuga*; 9 — *Scutellaria scordiifolia*, *Vicia unijuga*, *Kitagawia baikalensis*, *Betula fusca*, *Gentiana squarrosa*, *Artemisia tanacetifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*.

проективное покрытие редко превышает 30—35 %. В нем кроме доминирующего *Filifolium sibiricum* заметное участие принимает петроксерофильная *Pulsatilla tenuiloba*, характерны петрофильная *Potentilla tanacetifolia* и *Artemisia commutata*. Из злаков бо́льшую роль играют *Koeleria cristata*, а также типичные для каменистых степей низкогорий (Алексеев, 1990; Намзалов, 1994; Дулепова, 1986) *Festuca litvinovii* и *Poa argunensis*. Во втором подъярусе, высота которого всего 3—5 см, а проективное покрытие обычно около 15 %, преобладают петроксерофильные *Arctogeron gramineum*, *Eremogone capillaris*, *Potentilla leucophylla* и петрофильный розеточный суккулент *Orostachys spinosa*, чьи высокая встречаемость и значительная роль составляют характерную черту сообществ данного типа. Розетки горноколосника редко распределены в сообществах равномерно, обычно они образуют небольшие скопления диаметром до 30 см в наиболее защебненных участках, обусловливая тем самым мозаичность фитоценозов. Из всех типов описываемых нителистниковых степей сообщества данной ассоциации развиваются в условиях наибольшего иссушения, связанного с меньшей абсолютной высотой местности (Р. В. Камелин, личн. сообщ.). По сравнению с остальной частью исследованной территории именно для районов распространения разнотравно-литвиновотипчаково-нителистниковой степи характерны наиболее низкие значения коэффициента увлажнения Н. Н. Иванова в течение всего вегетационного периода (Атлас.., 1967). К группе дифференциальных видов ассоциации кроме упомянутых *Orostachys spinosa* и *Poa argunensis* относятся также *Crepis crocea* и *Potentilla sergievskajae*.

Нителистниковые степи, в которых в качестве субдоминанта выступает *Festuca litvinovii*, ранее были описаны Б. И. Дулеповой (1993). Однако в отличие от сообществ выделенной нами ассоциации для них характерна заметная роль лугово-степных *Carex pediformis* и *Potentilla acervata*. Можно предположить, что описанные Б. И. Дулеповой и нами сообщества относятся к 2 субассоциациям асс. (Herbo variae)—Festuco litvinovii—Filifolietum sibiricae, формирующимся в различных условиях локального увлажнения.

2. Асс. (Herbo variae)—Artemisio monostachyae—Filifolietum sibiricae (разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковая).

Сообщества ассоциации характерны для средневысотных гор (высота до 1300 м) и, по сравнению с разнотравно-литвиновотипчаково-нителистниковыми, развиваются в более влажных условиях, что связано с перехватом влаги тихоокеанских воздушных масс относительно высокими горными хребтами. На исследованной территории разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковая степь встречается на юго-восточном макросклоне Онон-Бальджинского хребта и юго-восточной оконечности хр. Становик на высотах от 1050 до 1250 м. Она приурочена в основном к вершинам сопок и верхним частям как световых, так и теневых склонов различной крутизны (5—25°) с сильнощебнистыми почвами, подстилаемыми сланцами. При условии широкого распространения соответствующего субстрата занимает большие площади. Отличительная черта сообществ данной ассоциации — значительное участие петро- и псаммофита *Artemisia monostachya*, габитуально очень близкой к *Filifolium sibiricum* и часто лишь ненамного уступающей ему в обилии. Столь же типичны петромезоксерофиты *Phlojodicarpus sibiricus* и *Festuca sibirica*. Их покрытие обычно невелико — до 3 %. Однако как овсяница, благодаря своим крупным плотным дернинам, так и вздутоплодник, чьи сизые листья и стебли хорошо выделяются на общем темно-зеленом фоне, придают этим степям характерный облик. Восточнее, в Нерчинской депрессии и в бассейне Аргуни, на достаточно увлажненных местообитаниях *Phlojodicarpus sibiricus* заметно увеличивает свое обилие и выступает в качестве субэдификатора некоторых типов нителистниковых степей (Сукачев, 1912; Сергиевская, 1959; Дулепова, 1993). На исследованной территории подобные сообщества не отмечены. Кроме упомянутых *Artemisia monostachya*, *Phlojodicarpus sibiricus* и *Festuca sibirica*, к группе дифференциальных видов ассоциации относятся также петрофильные *Potentilla verticillaris* и *Erysimum flavum*. Всего в разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковой степи отмечено 136 видов. По различиям во флористическом составе, а также в соотношениях субдоминантов и структуре сообществ, обусловленных, в первую очередь, неодинаковыми условиями локального увлажнения, в составе ассоциации, описанной нами впервые, выделены 4 субассоциации.

2.1. Субасс. arctogeronetosum graminei (арктогероново-разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковая).

Сообщества субассоциации занимают выпуклые вершины сопок и взлобки на склонах различных экспозиций (кроме северной и северо-восточной), т. е. участки, испытывающие сильное иссушение. Для них характерна невысокая видовая насыщенность — от 20 до 40, обычно 30 видов на 100 м$^2$. Общее проективное покрытие также невелико — 30—50, чаще 45 %. Типичен низкорослый, высотой 20—25 см, сильно изреженный первый подъярус, проективное покрытие которого редко превышает 20 %. В его составе преобладают *Filifolium sibiricum*, *Artemisia monostachya* и *Pulsatilla tenuiloba*. Доля остальных видов незначительна. Во втором подъярусе, высота которого в среднем составляет 5 см, проективное покрытие — около 20 %, господствует *Arctogeron gramineum* — один из субдоминантов сообществ рассматриваемой субассоциации. Основываясь как на литературных (Лавренко, 1972; Намзалов, Ершова, 1981; Дулепова, 1993), так и на наших данных, можно отметить, что господствующее положение этого вида в каменистых степях — явление редкое. Из других низкорослых видов более обильны типичные петро- и/или ксерофильные виды — *Eremogone capillaris*, *Potentilla leucophylla*, *Thymus dahuricus*. По сравнению с остальными субассоциациями разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковых степей здесь снижают свои обилие и встречаемость дифференциальные для ассоциации мезоксерофиты *Phlojodicarpus sibiricus* и *Festuca sibirica*, а также обычные в каменистых степях злаки, из которых заметную роль играет лишь *Festuca lenensis*. Собственных дифференциальных видов у этой субассоциации нет.

2.2. Субасс. festucetosum lenensis (типчково-разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковая).

Сообщества субассоциации характерны для плоских и слегка вогнутых вершин сопок, встречаются и на склонах (преимущественно световых экспозиций), часто в слабо вогнутых участках, т. е. занимают местообитания более увлажненные, чем фитоценозы предыдущей субассоциации. Видовая насыщенность и общее проективное покрытие выше, чем в арктогероново-разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковой степи — на 100 м$^2$ встречается от 30 до 49, чаще 37 видов, сомкнутость травостоя обычно 50—55 %. Господствующие виды принадлежат к первому подъярусу, высота которого 25 см, проективное покрытие около 40 %. В их число входят типичные для ассоциации *Filifolium sibiricum*, *Artemisia monostachya* и *Phlojodicarpus sibiricus*. Характерно снижение роли петроксерофита *Pulsatilla tenuiloba*. Из растений второго подъяруса, высота которого 5—10 см, проективное покрытие около 10 %, наиболее заметно участие *Allium burjaticum* и *Festuca lenensis*. Петроксерофиты *Arctogeron gramineum*, *Eremogone capillaris*, *Potentilla leucophylla* постоянны, но необильны. Собственных дифференциальных видов субасс. festucetosum lenensis также не имеет, от арктогероново- и леспедецево-разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковых субассоциаций она отличается видами, дифференциальными как для нее, так и для субасс. caricetosum pediformis (см. таблицу). В основном это горно-степные петрофильные (Пешкова, 1972, 2001) виды — *Allium burjaticum*, *Oxytropis mixotriche* и *Alyssum lenense*. В состав группы входят также мезоксерофильная *Aster alpinus*, распространенная во всех горных поясах — от степного до альпийского, и ксеромезофильная *Carex nanella* — вид преимущественно лесной (боровой), но выходящий и на открытые склоны (Пешкова, 1972; Малышев, Пешкова, 1984).

2.3. Субасс. caricetosum pediformis (осоково-разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковая).

Сообщества субассоциации приурочены к наиболее увлажненным участкам, характеризующимся некоторым накоплением мелкозема. Они типичны для верхних, обычно вогнутых частей склонов северных (реже восточной либо западной) экспозиций, встречаются также на вогнутых вершинах, в том числе вблизи лесных опушек. Лучшие условия увлажнения и минерального питания растений (за счет накопления мелкозема) сказываются на видовой насыщенности — от 35 до 52, обычно около 45 видов на 100 м$^2$. Однако травостой разрежен: общее проективное покрытие такое же, как в типчаково-разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковой степи — 50—55 %. В целом эти 2 субассоциации близки по составу и структуре. Можно отметить увеличение роли мезоксерофитов как в первом подъярусе — *Potentilla acervata*, *Galium verum*, *Youngia tenuifolia*, *Pulsatilla turczaninovii*, — так и во втором, где доминирующее значение имеет *Carex pediformis*. Однако покрытие каждого из них невелико — не более 3 %. Среди злаков несколько возрастает обилие мятликов — *Poa argunensis* и *P. botryoides*. От прочих типов разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковых степей субассоциация дифференцируется группой лугово-степных (Пешкова, 2001) мезоксеро- и ксеромезофитов, многие из которых довольно широко распространены в нителистниковых степях нижнего лесного пояса. Кроме уже упомянутых *Potentilla acervata*, *Galium verum* и *Carex pediformis*, это *Thalictrum appendiculatum*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Bistorta alopecuroides*, *Hemerocallis minor*, *Iris uniflora*, *Adenophora tricuspidata* и *Sanguisorba officinalis*. Несмотря на незначительную роль, эти виды представляют собой очень характерный компонент осоково-разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковой степи.

Перечисленные выше 3 субассоциации являются наиболее распространенными из числа разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковых сообществ. Как правило, ценозы каждой субассоциации не занимают больших площадей и сочетаются друг с другом на склонах и вершинах сопок, следуя за изменениями условий экотопов.

2.4. Субасс. lespedezetosum junceae (леспедецево-разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковая).

Сообщества субассоциации встречаются редко небольшими участками на каменистых склонах с выходами материнских пород. Как правило, это склоны световых экспозиций крутизной 5—30°. Значительно реже леспедецево-разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковая степь занимает вершины сопок. Почвы сильнощебнистые, но в трещинах выветривающейся породы и в промежутках между камнями накапливается некоторое количество мелкозема. Неравномерность поверхности, связанная с наличием крупных камней и выходов горных пород, оказывает влияние на перераспределение осадков и накопление влаги. Травостой в значительной мере изрежен — общее проективное покрытие 45—50 %. Видовая насыщенность довольно высокая — от 32 до 54, обычно около 40 видов на 100 м$^2$.

Структура сообществ несколько более сложная, чем в остальных типах разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковых степей. Характерен фрагментарно развитый ярус кустарников, в состав которого, кроме широко распространенного *Pentaphylloides parvifolia*, входят также *Armeniaca sibirica* и *Spiraea pubescens*. Их проективное покрытие не превышает 5—7 %, а высота — 60—70 см. На ту же высоту поднимаются генеративные побеги *Stipa sibirica* s. l. Этот лугово-степной злак в сообществах рассматриваемого типа резко «увеличивает» свою встречаемость, хотя доля его в покрытии невелика — до 2 %. Господствующие растения принадлежат к первому подъярусу травостоя высотой около 25 см. Наряду с нителистником и обычными субдоминантами ассоциации заметную роль в нем играют *Lespedeza juncea*, *L. davurica*, *Potentilla tanacetifolia*, *Patrinia rupestris*, *Galium verum*, *Scutellaria baicalensis*, *Poa botryoides*. Возрастает встречаемость (но не обилие) видов, избегающих сильно защебненных почв и более характерных для разнотравно-спирейно- и разнотравно-нителистниковых степей — *Artemisia macilenta*, *Allium tenuissimum*, *A. senescens*, *Sedum aizoon*. Участие растений второго подъяруса, высота которого 5—10 см, проективное покрытие 5—7 %, незначительно. Можно отметить несколько увеличивающуюся роль *Ptilotrichum dahuricum* — петрофильного полукустарничка, тяготеющего к эродированным участкам склонов. Почти в половине описаний встречается *Carex pediformis*.

От других типов разнотравно-одноколосковополынно-нителистниковых степей леспедецево-разнотравно-одноколосковополынно- нителистниковая отличается высокой встречаемостью видов, входящих в состав групп, дифференциальных также для ряда других синтаксонов (см. таблицу). В числе последних — (Herbo variae)—Spiraeo pubescentis—Filifolietum sibiricae, (Herbo variae)—Scutellario baicalensis—Filifolietum sibiricae, и некоторые ассоциации нителистниковых степей нижнего лесного пояса. В целом это виды, тяготеющие к участкам, в той или иной степени обогащенным мелкоземом. Они обычны для сообществ *Filifolium sibiricum*, развитых на глубоких почвах (Дулепова, 1993), а также для зарослей ксеромезофильных низких деревьев и кустарников, в частности для сообществ *Armeniaca sibirica* (Камелин, 1994), т. е. для типичных компонентов растительного покрова дауро-маньчжурской лесостепи. В наибольшей степени этой характеристике соответствуют виды группы *Armeniaca sibirica* (см. таблицу), редкие в степях, формирующихся в пределах нижнего лесного пояса, а также *Lespedeza juncea* и *Leontopodium leontopodioides*, заходящие в лесной пояс по крутым каменистым склонам. Особняком в группе *Armeniaca sibirica* стоит *Cleistogenes squarrosa* — типичный степной злак, более характерный для разнотравно-дерновинно-злаковых и дерновинно-злаковых центральноазиатских степей (Юнатов, 1950; Камелин, 1987; Лавренко и др., 1991; Королюк, 2002), нежели для сообществ лесостепи. *Patrinia rupestris*, *Potentilla tanacetifolia*, в меньшей степени *Vicia popovii* и *Cleistogenes kitagawae*, тяготеют в основном к каменистым эродированным участкам и встречаются как в собственно лесостепи, так и в пределах нижнего лесного пояса.

Леспедецево-разнотравно-одноколосковополынно- нителистниковая степь сходна с разнотравно-спирейно-нителистниковой, но в отличие от нее занимает местообитания с менее развитыми, более защебненными почвами, что и определяет характерный набор господствующих видов.

3. Асс. (Herbo variae)—Spiraeo pubescentis—Filifolietum sibiricae (разнотравно-спирейно-нителистниковая).

Сообщества ассоциации распространены по всей исследованной территории на высотах от 700 до 1200 м. Характерны для склонов различной крутизны (5—40°, чаще около 20°) с каменистой поверхностью и выходами горных пород, как правило, в той или иной степени эродированных. Почвы среднещебнистые, подстилаемые сланцами, более мощные, чем те, на которых развиты сообщества обеих ассоциаций, упомянутых выше. Заметное участие мезоксерофильного разнотравья свидетельствует о благоприятных условиях увлажнения, что связано как с особенностями местообитаний, так и с влиянием кустарников, которые снижают температуру почвы и способствуют сохранению влаги (Титлянова, Стебаев, 1971). Участки разнотравно-спирейно-нителистниковой степи могут занимать довольно большие площади, особенно в средних частях склонов. В составе ассоциации отмечено 117 видов. Видовая насыщенность сообществ довольно высокая — от 32 до 54, чаще 45 видов на 100 м$^2$. Общее проективное покрытие невелико — около 50 %. Высота разреженного кустарникового яруса до 1.5 м, проективное покрытие — 10—15 %. Он образован одиночными равномерно распределенными кустами *Spiraea aquilegifolia* и *Armeniaca sibirica* и небольшими куртинами вегетативноподвижных *Pentaphylloides parvifolia* и *Spiraea pubescens*. Последний вид более активен, нежели другие виды кустарников. Редко встречаются единичные особи *Ulmus macrocarpa*, приуроченные к наиболее каменистым участкам. В состав травяного яруса, высота которого около 35 см, входят растения, разные по высоте, но хорошо сформированные подъярусы не выделяются. Кроме доминирующего нителистника, обильны петро- и эрозиофилы *Potentilla tanacetifolia*, *Patrinia rupestris*, мезоксерофильные *Galium verum*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Stipa sibirica* s. l., заметно участие *Schizonepeta multifida*, *Clematis hexapetala*, *Lespedeza davurica*, *Saussurea salicifolia* и полукустарника *Artemisia gmelinii*. Возрастает встречаемость одно- и двулетников — *Dontostemon integrifolius*, *Chamaerhodos erecta*, *Amethystea caerulea*, *Chenopodium hybridum*. Обычна *Carex pediformis* (доля в общем проективном покрытии 1—5 %). Дифференциальными для ассоциации служат 2 группы видов (см. таблицу). К первой относятся виды, большинство из которых (*Spiraea pubescens*, *Lespedeza davurica*, *Ulmus macrocarpa*, *Vincetoxicum sibiricum*) более характерны для сообществ ксеромезофильных низких деревьев и кустарников (Дулепова, 1993; Камелин, 1994), нежели собственно степей. К этой же группе относятся петрофильная *Saussurea salicifolia*, нередкая и в сообществах других ассоциаций, но здесь имеющая максимальную встречаемость, а также ксеромезофильный *Clematis hexapetala*. Другая группа включает *Spiraea aquilegifolia* и *Artemisia gmelinii* — виды, обычные на эродированных участках склонов, также характерные компоненты кустарниковых зарослей, где *Artemisia gmelinii* часто имеет господствующее значение в травяно-полукустарниковом ярусе. Эта группа является дифференциальной и для асс. (Herbo variae)—Lespedezo junceae—Filifolietum sibiricae, сообщества которой занимают крутые каменистые эродированные склоны в пределах нижнего лесного пояса.

4. Асс. (Herbo variae)—Scutellario baicalensis—Filifolietum sibiricae (разнотравно-нителистниковая).

Сообщества ассоциации широко распространены по всей исследованной территории в диапазоне высот от 700 до 1100 м. Приурочены к пологим и умеренно крутым (1—20°) склонам различной экспозиции, реже их шлейфам и вершинам сопок со среднещебнистыми, относительно глубокими почвами, развитыми на сланцах. Часто занимают значительные площади, определяя тем самым облик ландшафта. В составе ассоциации отмечено 110 видов. Видовая насыщенность сообществ от 28 до 48, обычно около 40 видов. Общее проективное покрытие (45) 55—60 %. Выделяется только один хорошо сформированный ярус высотой 30—40 см. К нему принадлежат как *Filifolium sibiricum*, чья господствующая роль наиболее ярко выражена именно в этих сообществах, так и обильно сопутствующее разнотравье — *Scutellaria baicalensis*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Lespedeza juncea*, *Stellera chamaejasme*, *Gypsophila davurica*, *Artemisia macilenta*. Виды разнотравья либо принимают равное участие в сложении ценозов, либо из них преобладают (1) 2—3. Из злаков, кроме широко распространенных типчаков, существенна роль *Stipa sibirica* s. l. и особенно *S. baicalensis*, который, предпочитая субстраты, более или менее обогащенные мелкоземом, в этой ассоциации «увеличивает» свои встречаемость и проективное покрытие. Низкорослые петрофиты (*Arctogeron gramineum*, *Potentilla leucophylla* и др.) постоянны, но малообильны, часто представлены лишь единичными особями. От других ассоциаций разнотравно-нителистниковая степь дифференцируется негативно. Высока встречаемость видов из групп *Armeniaca sibirica* и *Lespedeza juncea*, имеющих дифференцирующее значение для других синтаксонов (см. таблицу).

Разнотравно-нителистниковая степь, в которой среди разнотравья не выделяется какой-либо преобладающий вид, встречается во всех районах Восточного Забайкалья (Сергиевская, 1959; Дулепова, 1993). Можно предположить, что к этому же синтаксону относятся описанная теми же авторами шлемниково-нителистниковая степь со *Scutellaria baicalensis* и володушково-нителистниковая с *Bupleurum scorzonerifolium*, выделенная Л. П. Сергиевской (1959) и В. А. Барицкой (1979), возможно, представляющие собой доминантные модификации разнотравно-нителистниковой степи.

5. Асс. (Herbo variae)—Koelerio cristatae—Filifolietum sibiricae (разнотравно-тонконогово-нителистниковая).

На исследованной территории сообщества этой ассоциации встречены только на северо-западном макросклоне небольшого безымянного хребта, представляющего собой южный отрог хр. Могойтуйского. Развиваются в средних и верхних частях склонов крутизной 10—20° на песчано-мелкодресвяном элювио-делювии гранита на высотах от 900 до 950 м. Всего в ассоциации отмечено 74 вида. Видовая насыщенность сообществ невелика — от 31 до 44, в среднем 35 видов на 100 м$^2$. Общее проективное покрытие 50—60 %. Типичен лишь один хорошо сформированный ярус травостоя, высота которого 30—35 см. В качестве характерной черты сообществ ассоциации следует в первую очередь отметить обилие злаков — *Koeleria cristata* и *Festuca litvinovii*. Велика роль ксеромезо- и мезоксерофильных *Potentilla acervata*, *Sanguisorba officinalis*, *Galium verum*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Carex pediformis*. Впрочем, обычны и типичные петроксерофиты, главным образом *Pulsatilla tenuiloba*, *Arctogeron gramineum*, *Potentilla sericea*. Из видов, принимающих в сообществах заметное участие, можно назвать также *Silene jeniseensis*, *Artemisia commutata*.

В ряду ассоциаций лесостепного пояса разнотравно-тонконогово-нителистниковая степь занимает обособленное положение. С одной стороны, для нее характерна высокая встречаемость горно-степных видов из группы *Scutellaria baicalensis* (см. таблицу). С другой, по набору субдоминантов, особенно по обилию *Koeleria cristata* и *Potentilla acervata*, а также по присутствию лугово-степных видов из групп *Thalictrum appendiculatum*, *Hemerocallis minor*, *Potentilla acervata*, *Carex pediformis* (см. таблицу) она близка к нителистниковым степям, развитым в пределах нижнего лесного пояса. Согласно Атласу Забайкалья (1967), для местности, где отмечена разнотравно-тонконогово-нителистниковая степь, характерна типичная для лесостепного пояса высокая теплообеспеченность (сумма температур воздуха за период с температурами выше 10—1600—1800 °С), в то время как осадков выпадает столько же, сколько в нижнем лесном поясе — 350—400 мм в год. Вероятно, именно климатические особенности обусловливают «переходный» характер разнотравно-тонконогово-нителистниковой степи. Собственных дифференциальных видов у ассоциации нет. От остальных типов нителистниковых степей она отличается как отсутствием ряда групп, дифференциальных для других ассоциаций, так и присутствием видов из группы *Scutellaria baicalensis* и всех групп лугово-степных видов (см. таблицу).

Нителистниковые сообщества, в которых субдоминантом выступает *Koeleria cristata*, редки не только в западной части Ононской Даурии, но и на территории всего Восточного Забайкалья в целом (Сергиевская, 1959; Барицкая, 1979).

### *Нителистниковые степи нижнего лесного пояса*

В нижнем лесном поясе выявлено 4 ассоциации нителистниковых степей, сообщества которых строго приурочены к южным склонам и занимают лишь наиболее крутые (20—45°, значительно реже 10—15°), нередко сильно эродированные участки. Взятые вместе, эти ассоциации намного четче дифференцируются по отсутствию горно-степных видов из группы *Scutellaria baicalensis* (см. таблицу), широко распространенных в лесостепном поясе, нежели собственной малочисленной и разнородной дифференциальной группой. В ее состав входят всего 3 вида — двулетник *Chamaerhodos erecta*, а также ксеромезофильные *Thalictrum petaloideum* и *Oxytropis myriophylla*. Травостой нителистниковых степей нижнего лесного пояса более сомкнутый, чем в сообществах лесостепных ассоциаций, — общее проективное покрытие составляет 60—75 %, редко 50 %. Вертикальная структура сообществ всех ассоциаций более или менее одинакова. Характерен разреженный подъярус высотой 100—150 см, образованный побегами *Stipa sibirica* s. l. Господствующие растения принадлежат к первому сомкнутому подъярусу высотой 30—45 см, роль низкорослых видов второго подъяруса высотой 10—20 см, как правило, невелика. В большинстве сообществ обильны лугово-степные виды, в первую очередь *Potentilla acervata*, часто выступающая одним из субдоминантов, а также *Sanguisorba officinalis*, *Galium verum* и *Carex pediformis*, характерные для всех ассоциаций. Широко распространены виды группы *Hemerocalis minor* (см. таблицу), редкие лишь в сообществах (Herbo variae)—Artemisio macilentae—Filifolietum sibiricae, развитых на песчано-крупнодресвяном элювио-делювии гранита. Из злаков наиболее обильны *Koeleria cristata*, *Poa botryoides* и *Stipa sibirica* s. l. Участие кустарников в большинстве сообществ незначительно.

6. Асс. (Herbo variae)—Potentillo acervatae—Filifolietum sibiricae (разнотравно-лапчатково-нителистниковая).

На исследованной территории сообщества ассоциации встречены в бассейне р. Букукун (левый приток Онона) на высотах 1180—1250 м. Занимают небольшие взлобки крутизной 10—35° в нижней трети склонов, бóльшая часть которых покрыта лесом. Почвы среднещебнистые, развитые на элювио-делювии сланцев. В составе ассоциации отмечено 63 вида. Общее покрытие в сообществах высокое — 60—70 %, видовая насыщенность от 33 до 49, обычно около 40 видов на 100 м$^2$. Кроме *Filifolium sibiricum*, *Potentilla acervata* и упомянутых выше лугово-степных видов заметное участие в разнотравно-лапчатково-нителистниковой степи принимают *Stellera chamaejasme*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Schizonepeta multifida*, *Allium senescens*, *Hemerocallis minor*. Из злаков более обильны *Koeleria cristata* и *Poa botryoides*. Группа дифференциальных видов ассоциации неоднородна. В ее состав входят ксеромезофильные *Delphinium grandiflorum*, *Artemisia desertorum*, *Potentilla matsoukana* subsp. *crebridens* и более ксерофильные *Papaver rubro-aurantiacum* и *Carex duriuscula*. Для фитоценозов (Herbo variae)—Potentillo acervatae—Filifolietum sibiricae характерны также лугово-степные *Thalictrum appendiculatum*, *Lupinaster pentaphyllus* и *Bistorta alopecuroides*. Их низкая встречаемость в прочих ассоциациях нителистниковых степей нижнего лесного пояса, видимо, связана с тем, что они избегают как сильно эродированных склонов, к которым приурочены разнотравно-прострелово- и разнотравно-леспедецево-нителистниковые степи, так и грубо-хрящеватые почвы на делювии гранитов, где развиты сообщества (Herbo variae)—Artemisio macilentae—Filifolietum sibiricae. Нителистниковые степи с обилием *Potentilla acervata* ранее в том же районе были отмечены Б. И. Дулеповой (1981).

7. Асс. (Herbo variae)—Pulsatillo turczaninovii—Filifolietum sibiricae (разнотравно-прострелово-нителистниковая).

Сообщества ассоциации распространены в бассейне р. Иля (левый приток Онона) на высотах 900—950 м. Характерны для крутых и умеренно крутых (10—35°) в той или иной степени эродированных склонов с выходами гранитов. Почвы среднещебнистые. Всего в ассоциации отмечен 81 вид. Общее проективное покрытие 50—60 %, видовая насыщенность невелика — от 22 до 40, чаще 35 видов на 100 м$^2$. Характерно повышенное участие видов, тяготеющих к каменистым эродированным склонам — *Potentilla tanacetifolia*, *Patrinia rupestris*, *Vicia popovii*, *Cleistogenes kitagawae*. Из разнотравья обильны также *Stellera chamaejasme*, *Artemisia macilenta*, *Gypsophila davurica*, из злаков — *Stipa sibirica* s. l. и *Agropyron cristatum*. От прочих ассоциаций нижнего лесного пояса разнотравно-прострелово-нителистниковая дифференцируется негативно. Нителистниковые степи, в которых субдоминантом является *Pulsatilla turczaninovii*, встречаются и в других районах Восточного Забайкалья (Сергиевская, 1959).

8. Асс. (Herbo variae)—Lespedezo junceae—Filifolietum sibiricae (разнотравно-леспедецево-нителистниковая).

Сообщества ассоциации описаны из бассейна р. Букукун с высот 1150—1300 м. Характерны для крутых (20—40°) высоких, обычно полностью степных склонов с каменистой эродированной поверхностью. Почвы слабо- и среднещебнистые, развитые на элювио-делювии сланцев. В составе ассоциации отмечено 83 вида. Среди остальных типов нителистниковых степей разнотравно-леспедецево-нителистниковая выделяется наиболее сомкнутым травостоем — общее проективное покрытие обычно 65—75 %. Видовая насыщенность средняя — от 34 до 49, обычно около 40 видов на 100 м$^2$. Наряду с *Filifolium sibiricum* и *Lespedeza juncea* обильны петро- и эрозиофилы *Patrinia rupestris*, *Potentilla tanacetifolia* и *Artemisia gmelinii*. Заметную роль играют *Leontopodium leontopodioides*, *Allium senescens*, *Artemisia macilenta*. Из злаков кроме широко распространенных *Poa botryoides*, *Koeleria cristata* и *Stipa sibirica* s. l. обычны *Cleistogenes kitagawae* и *Agropyron cristatum*. Для разнотравно-леспедецево-нителистниковой степи характерна ярко выраженная мозаичность, обусловленная роющей деятельностью кабанов — на местах старых пороев обильно разрастаются *Spiraea aquilegifolia*, *Artemisia gmelinii*, реже *Agropyron cristatum*. Дифференциальными для ассоциации являются виды из групп *Lespedeza juncea* и *Spiraea aquilegifolia* (см. таблицу).

Нителистниковые степи, в которых в качестве субдоминанта выступает *Lespedeza juncea*, имеют широкое распространение на территории Даурии (Дулепова, 1981, 1993). Судя по отличиям во флористическом составе сообществ данного типа, описанных из разных районов Даурии, эта ассоциация в Восточном Забайкалье, вероятно, представлена рядом географически замещающих вариантов.

9. Асс. (Herbo variae)—Artemisio macilentae—Filifolietum sibiricae (разнотравно-худощавополынно-нителистниковая).

Сообщества ассоциации распространены в бассейне р. Букукун на высотах 1200—1250 м. Развиты на песчано-крупнодресвяном элювио-делювии гранита в нижних и средних частях крутых и умеренно крутых (10—30°) склонов, верх которых, как правило, занят редкостойными лиственничниками. В составе ассоциации отмечено 82 вида. Общее проективное покрытие 50—60 %, видовая насыщенность от 30 до 45, чаще 35 видов на 100 м$^2$. Из разнотравья кроме доминирующих видов ассоциации обильна *Potentilla acervata*, заметную роль играют также *Echinops latifolius*, *Oxytropis myriophylla* и *Chamaerhodos erecta*. Яркая черта сообществ разнотравно-худощавополынно-нителистниковой степи — повышенное участие простратного кустарничка *Thymus dahuricus*, нередко сильно разрастающегося и образующего куртины до 1 м в диам. Из злаков наряду с обычными *Koeleria cristata*, *Poa botryoides* и *Stipa sibirica* s. l. характерна *Festuca litvinovii*. Из всех нителистниковых степей нижнего лесного пояса типчак отмечен только в сообществах рассматриваемой ассоциации. В качестве дифференциальной выступает малочисленная группа видов, в составе которой ксеромезофильные *Leontopodium conglobatum*, *Serratula centauroides* и мезоксерофильный *Helictotrichon schellianum*.

Ассоциации (Herbo variae)—Artemisio macilentae—Filifolietum sibiricae и (Herbo variae)—Lespedezo junceae—Filifolietum sibiricae объединяются статистически выделившейся группой экологически разнородных видов (см. таблицу). В ее состав входят мезоксерофильные *Carex korshinskyi*, *Artemisia mongolica*, *Echinops latifolius*, петрофильный *Iris ivanovae* и типичный степной ксерофильный злак *Agropyron cristatum*. С чем связана общность распределения этих видов, сказать пока сложно.

## Заключение

Таким образом, нителистниковые степи западной части Ононской Даурии довольно разнообразны. Они распространены в двух высотных поясах — лесостепном и нижнем лесном. Каждый пояс характеризуется своим набором ассоциаций данной формации. Все нителистниковые сообщества одного пояса имеют ряд специфичных общих черт, что, в первую очередь, касается флористического состава и структуры фитоценозов. В лесостепном поясе на среднещейнистых почвах, развитых на элювио-делювии сланцев, широко распространены сообщества ассоциаций (Herbo variae)—Scutellario baicalensis—Filifolietum sibiricae и (Herbo variae)—Spiraeo pubescentis—Filifolietum sibiricae. Можно было бы предположить, что на западе и на востоке исследуемой территории, отличающейся друг от друга по климатическим показателям, эти сообщества должны быть представлены разными субассоциациями. Однако, по нашим данным, дифференциации внутри выделенных синтаксонов нет, что может быть связано как с недостаточностью имеющихся материалов, так и с особенностями локальных климатических условий, в которых формируются эти степи. С сильнощебнистыми почвами, подстилаемыми сланцами, связаны сообщества двух ассоциаций: (Herbo variae)—Artemisio monostachyae—Filifolietum sibiricae, характерной для более высокой и влажной западной части территории, и (Herbo variae)—Festuco litvinovii—Filifolietum sibiricae, типичной для сниженной и более засушливой восточной. Яркая особенность нителистниковых степей нижнего лесного пояса — отсутствие ряда горно-степных видов, широко распространенных и нередко играющих заметную роль в сообществах *Filifolium sibiricum* нижележащего пояса. При этом заметного обогащения их флоры за счет лугово-лесных растений не наблюдается. На юго-западе исследуемой территории в бассейне р. Букукун в нижнем лесном поясе на слабо- и среднещебнистых почвах, подстилаемых сланцами, формируются степи 2 ассоциаций: (Herbo variae)—Potentillo acervatae—Filifolietum sibiricae, сообщества которой занимают нижние части преимущественно лесных склонов, и (Herbo variae)—Lespedezo junceae—Filifolietum sibiricae, чьи фитоценозы характерны для высоких, крутых, почти полностью степных склонов. На песчано-крупнодресвяном элювио-делювии гранитов развиты сообщества асс. (Herbo variae)—Artemisio macilentae—Filifolietum sibiricae. Для бассейна р. Иля, находящегося на северо-западе исследуемой территории, характерны сообщества всего лишь одно асс. (Herbo variae)—Pulsatillo turczaninovii—Filifolietum sibiricae, занимающие в той или иной степени эродированные склоны с выходами гранитов и среднещебнистыми почвами.

## Благодарности

Автор признателен А. В. Галанину (Ботанический сад-институт ДВО РАН) за предоставленную возможность проведения полевых исследований в составе Даурского ботанического отряда БСИ ДВО РАН по программе ДВО РАН «Комплексные экспедиционные исследования природной среды бассейна р. Амур», администрации и сотрудникам Сохондинского биосферного заповедника за помощь и поддержку при проведении полевых работ, И. Н. Сафроновой, Р. В. Камелину и Т. Г. Полозовой (БИН РАН) за ценные консультации, а также А. А. Коробкову (БИН РАН) за определение сборов *Artemisia*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-05-00586).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Алексеев Е. Б. Festuca* L. — Овсяница // Флора Сибири. Т. 2. Новосибирск, 1990. С. 130—162.

*Алкучанский* Говин / Под ред. В. Б. Сочавы и В. А. Фриша. М.; Л., 1964. 168 с.

*Арбузова Т. Л., Дулепова Б. И.* Синтаксономия степной растительности Сохондинского заповедника. Класс Cleistogenetea squarrosae Mirkin et al. 1986, порядок Thymetalia gobici Mircin in Kashapov et al. 1987. М., 1989. 21 с. Деп. в ВИНИТИ № 4687-В89.

*Атлас* Забайкалья / Под ред. В. Б. Сочавы. М.; Иркутск, 1967. 176 с.

*Барицкая В. А.* Нителистниковые степи Забайкалья // Кормовые угодья и леса Средней Сибири и Забайкалья. Иркутск, 1979. С. 64—78.

*Борисова И. В., Попова Т. А.* Жизненные формы высших растений // Сухие степи Монгольской Народной Республики. Природные условия: сомон Унджул. Л., 1984. С. 79—87, 138—153.

*Василевич В. И.* Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

*Василевич В. И.* Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.

*Галанин А. В., Беликович А. В.* Постоянные геоботанические пробные площади Сохондинского биосферного заповедника. Чита, 2004. 228 с.

*Горикова А. А.* Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., 1966. 274 с.

*Горшкова А. А.* Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 5—113.

*Горшкова А. А.* Природные особенности Онон-Аргунской степи // Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск, 1979. С. 5—13.

*Горшкова А. А., Зверева Г. К.* Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 19—41.

*Горшкова А. А., Копытова Л. Д., Спивак А. И.* Эколого-физиологическая характеристика степных растений Забайкалья // Науч. чтения памяти М. Г. Попова. Вып. 10. Иркутск, 1968. С. 3—30.

*Дулепова Б. И.* Нителистниковые степи Сохондинского заповедника // Охрана растительного мира Сибири. Новосибирск, 1981. С. 83—92.

*Дулепова Б. И.* Степи // Природа Сохондинского заповедника. Чита, 1983а. С. 58—83.

*Дулепова Б. И.* Флора степных и лугово-болотных сообществ и ее особенности // Природа Сохондинского заповедника. Чита, 1983б. С. 32—37.

*Дулепова Б. И.* Эколого-фитоценотические особенности узколистных овсяниц в Даурской лесостепи // Экология. 1986. № 1. С. 72—74.

*Дулепова Б. И.* Степи горной лесостепи Даурии и их динамика. Чита, 1993. 396 с.

*Зеленая* книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под ред. И. Ю. Коропачинского. Новосибирск, 1996. 396 с.

*Камелин Р. В.* Флороценотипы растительности Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1580—1593.

*Камелин Р. В.* География и фитоценология *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. // Растит. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 1—2. С. 3—26.

*Королюк А. Ю.* Растительность // Степи Центральной Азии. Новосибирск, 2002. С. 45—94.

*Куминова А. В.* Степи Забайкалья и их место в ботанико-географическом районировании Даурии // Тр. Биол. ин-та Томск. Гос. ун-та. 1938. Вып. 5. С. 87—131.

*Куренцова Г. Э.* Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. М.; Л., 1962. 140 с.

*Лавренко Е. М.* Степи СССР // Растительность СССР. Т. 2. М.; Л., 1940. С. 1—265.

*Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1 : 4 000 000. М.; Л., 1956. Т. 2. С. 595—730.

*Лавренко Е. М.* Материалы к изучению географии и фитоценологии растений Центральной Азии. 1. Степной петрофит Центральной Азии *Arctogeron gramineum* (L.) DC. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 12. С. 1580—1589.

*Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И.* Степи Евразии. Л., 1991. 145 с.

*Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.

*Методические* указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 248 с.

*Намзалов Б. Б.* Степи Южной Сибири. Новосибирск; Улан-Удэ, 1994. 308 с.

*Намзалов Б. Б., Ершова Э. А.* Редкие степные сообщества Западной Тувы // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 9. С. 1320—1324.

*Некипелов Н. В.* Климат Юго-Восточного Забайкалья и исторический обзор чумных эпизоотий на фоне климатических изменений // Изв. Иркутск. Гос. науч.-исслед. противочумн. ин-та Сибири и Д. Востока. 1957. Т. 15. С. 19—56.

*Ногина Н. А.* Почвы Забайкалья. М., 1964. 314 с.

*Пешкова Г. А.* Пижмовые степи на северо-западной границе своего распространения // Изв. СО АН СССР. № 11. Новосибирск, 1958а. С. 123—127.

*Пешкова Г. А.* Материалы к растительности Приаргунья // Тр. Вост.-Сиб. филиала АН СССР. Вып. 7. Сер. Биология. Иркутск, 1958б. С. 75—87.

*Пешкова Г. А.* Закономерности распределения растительности Оловяннинского района (Читинская обл.) // Изв. СО АН СССР. Вып. 3. № 12. Новосибирск, 1963. С. 33—36.

*Пешкова Г. А.* Онон-Аргунские степи и их место в системе ботанико-географического районирования // Изв. СО АН СССР. № 4. Вып. 1. Новосибирск, 1966. С. 21—27.

*Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М., 1972. 208 с.

*Пешкова Г. А.* Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.

*Предбайкалье* и Забайкалье / Отв. ред. В. С. Преображенский, М. И. Помус, В. Б. Сочава. М., 1965. 422 с.

*Рещиков М. А.* Степи юго-восточного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 21 с.

*Рещиков М. А.* Степи Западного Забайкалья. М., 1961. 174 с.

*Сергиевская Л. П.* Степи Бурят-Монголии // Тр. Томск. Гос. ун-та. Сер. биол. Т. 116. 1951. С. 217—279.

*Сергиевская Л. П.* Танацетовые степи Забайкалья // Изв. Томск. отд. ВБО. Т. 4. 1959. С. 41—49.

*Сергиевская Л. П.* Очерк растительности Нерчинских степей // Изв. Томск. отд. ВБО. Т. 5. 1964. С. 41—47.

*Сукачев В. Н.* Нерчинские степи. Предварительный отчет об организации и исполнении работ по исследованию почв Азиатской России в 1911 г. СПб., 1912. С. 63—79.

*Титлянова А. А., Стебаев И. В.* Фитогенный узел как микроструктурная единица и его влияние на почвенные процессы // Топологические исследования степного ландшафта. Иркутск, 1971. С. 143—148.

*Флора* Сибири / Под ред. Л. И. Малышева. Т. 1—13. Новосибирск, 1987—1997.

*Флора* Центральной Сибири / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Т. 1, 2. Новосибирск, 1979. 1048 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

*Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольской комиссии АН СССР. Вып. 39. 1950. 223 с.

*Юрцев Б. А.* Некоторые вопросы типологии степных сообществ Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1978. Т. 1978. № 11. С. 1566—1578.

*Ярошенко П. Д.* К вопросу о генезисе растительности Зейско-Буреинской равнины // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Вып. 2. 1958. С. 191—210.

## SUMMARY

As a result of the research in the *Filifolium sibiricum* steppes of the western part of the Onon Dahuria (Russia), 9 associations of the formation Filifolieta sibiricae are recognized following the combined dominant-floristic approach to vegetation. Communities dominated by *F. sibiricum* are most typical of the forest-steppe altitudinal belt where they grow in different ecological conditions but also penetrate the lower mountain-forest belt along the steep southern slopes. A distinctly separate set of the *Filifolium* steppe syntaxa is observed for each of the belts. The most generally distributed associations of the forest-steppe belt are the Herba variae—Scutellario baicalensis—, Herbo variae—Spiraeo pubescentis—, Herbo variae—Artemisio monostachyae— (with 4 subassociations), and Herbo variae—Festuco litvinovii—Filifolietum; the rare one is the Herbo variae—Koelerio cristatae—Filifolietum. In the lower mountain-forest belt, the associations Herbo variae—Potentillo acervatae—, Herbo variae—Pulsatillo turczaninovii—, Herbo variae—Lespedezo junceae—, and Herbo variae—Artemisio macilentae—Filifolietum occur.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.736

© **М. Ю. Гончаров, Г. П. Яковлев, М. Н. Повыдыш**

## ЗАМЕТКИ О РОДЕ *ALDINA* (*FABACEAE*)

M. Yu. GONCZAROV, G. P. YAKOVLEV, M. N. POVYDYSH.
NOTES ON THE GENUS *ALDINA* (*FABACEAE*)

Санкт-Петербургская химико-фармацевтическая академия
197322 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14
Поступила 15.09.2008

Дана краткая характеристика рода *Aldina*. Описано 3 новых вида рода *Aldina*, приведен ключ для определения видов рода.

Ключевые слова: новые виды, *Aldina*, *Fabaceae*.

Род *Aldina* описан J. Endlicher в 1840 г. и назван в честь итальянского врача и ботаника XVII в. Tobias Aldinus. *Aldina* Endl. — консервированное название против почти одновременно установленного G. Bentham (1841) названия *Allania*.

В XX в. большой вклад в познание рода внес R. S. Cowan (1953, 1958, 1961) в серии публикаций, изданных в рамках работы над проектом «Botany of Guiana Highlands». Им описано около 10 новых видов и разновидностей на основании материалов, собранных во время экспедиций американских ботаников J. Kunhardt (1948—1949) и B. Maguire (1951—1953) и других в район Гвианского плоскогорья. В дальнейшем из района Венесуэльской Гвианы было описано еще несколько новых видов *Aldina* (Irwine, 1967; Aymard, 1998; Legumes.., 2005). В 1999 г. обработка рода была осуществлена Stergios и Cowan для «Flora of Venezuelan Guayana». Она касается только видов, произрастающих в этом регионе. Помимо охарактеризованных таксонов Stergios и Cowan наметили еще несколько видов, обозначив их литерами без описаний и типификации (один из этих видов — *A. diplogyne* — был описан Stergios и Aymard в 2008).

В 2006 г. (Гончаров, Яковлев, Повыдыш) нами было описано еще 4 вида из Венесуэлы и Бразилии.

Род *Aldina* традиционно относится к трибе *Swartzieae* s. l. Однако мы полагаем, что этот род вместе с африканскими родами *Cordyla*, *Mildbraediodendron* и *Dupuya* следует выделить в самостоятельную трибу *Aldineae* M. Gonczarov et Yakovl. (Гончаров, Яковлев, 2006). От ближайших представителей *Swartzieae* s. s. триба отличается почти правильным венчиком (иногда венчик отсутствует), униморфными тычинками, хорошо развитым гипантием, а также отсутствием в хлоропластной ДНК «обращенного повтора» длиной 50 тысяч пар нуклеотидов.

Род *Aldina* Endl. является центральным представителем данной трибы. Представители рода *Aldina* — деревья, иногда весьма крупные (до 30 м выс.). Листья непарноперистоложные, реже 1-листочковые, без прилистников и прилистничков. Из характерных для рода признаков следует выделить достаточно крупный привлекательный венчик, состоящий из 4—6 лепестков белого цвета, и многочисленные униморфные тычинки. У некоторых представителей рода на одном гинофоре могут развиваться 2 или даже 3 завязи, что крайне необычно и нехарактерно для мотыльковых.

Виды рода *Aldina* распространены в северной части Южной Америки. Центр видового разнообразия — район Венесуэльской Гвиана (где встречается около 90 % видов рода, большинство из которых является эндемиками этого региона), а также прилегающие к данному району территории (западная часть Бразильской Амазонии, Гайана). На востоке граница распространения рода проходит, по-видимому, в районе Манауса (*Aldina heterophylla* Spr. ex Benth., *A. amazonica* M. Gonczarov et Yakovl.), на западе ареал *Aldina*, по всей вероятности, ограничен территорией Гвианского плоскогорья.

Представители рода распространены во влажных тропических лесах, по берегам рек (районы так называемой «черной воды»), в том числе в затопляемых лесах (inundated forest), реже в сообществах саванного типа на высотах до 2000 м над ур. м. Как и многие представители тропической флоры, виды рода *Aldina* в большинстве своем имеют весьма узкий ареал.

Поскольку мы имели возможность изучить все известные ныне таксоны рода, было сочтено целесообразным дать ключ для определения видов рода *Aldina*.

## КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ALDINA*

1. Листья полностью голые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2
1+. Листья опушены с нижней стороны, часто слегка, реже выражено . . . . . . . . . . . . . . 10
2. Цветки очень крупные, лепестки до 45 мм дл., до 20 мм шир., завязи 2—3 на одном гинофоре . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. diplogyne*
2+. Цветки как минимум в 2 раза меньше, завязь одиночная . . . . . . . . . . . . 3
3. Завязь и гинофор голые или почти голые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4
3+. Завязь и гинофор отчетливо опушенные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5
4. Листочки яйцевидные или продолговато-яйцевидные, цветоносы 7—11 см дл., густо волосистые. Растения Венесуэльской Гвианы (Боливар) . . . . . . . . . . . . *A. berryi*
4+. Листочки эллиптические или узкоэллиптические, цветоносы 14—17 см, щетинистые. Растения Бразильской Амазонии (Манаус) . . . . . . . . . . . . . . *A. amazonica*
5(3). Листочки узкоэллиптические или узкопродолговатые, с матовым налетом на нижней стороне . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. barnebyana*
5+. Листочки продолговато-овальные или яйцевидно-ланцетные, без матового налета снизу . . . . 6
6. Листочки эллиптические, продолговатые или треугольные, соцветия кистевидные, редкие, бутоны продолговатые или почти округлые, 7—14 мм . . . . . . . . . . . . . . . . 7
6+. Листочки от яйцевидных до ланцетных, соцветия метельчатые, густые, бутоны округлые, 7—8 мм . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. heterophylla*
7. Листья 1—5-листочковые, листочки 5.5—15 см дл., 3.5—10 см шир., цветоносы золотисто-бархатистые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8
7+. Листья 3—7-листочковые, листочки 4.5—7 см дл., 2.2—3.8 см шир., цветоносы ржавоопушенные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. aqua-nigrae*
8. Листочки продолговато-овальные, цветоносы 15—20 см дл., гинофор в 2—3 раза длиннее завязи . . . 9
8+. Листочки треугольно-яйцевидные, цветоносы 50—55 см дл., гинофор почти равен завязи . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. stergiosi*
9. Листья 3—5-листочковые. Растения Бразильской и Венесуэльской Амазонии . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. latifolia* var. *latifolia*
9+. Листья 1—3-листочковые. Эндемик Ауйан-Тепу (Венесуэла, Боливар) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. latifolia* var. *auyantepuensis*
10(1). Завязь голая или почти голая . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 11
10+. Завязь явственно опушенная . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 12
11. Листочки 20—25 см дл., 8.5—10 см шир., столбик 3—4 мм прямой . . . . . . . *A. macrophylla*
11+. Листочки 8.2—15.5 см дл., 5.2—8.5 см шир., столбик 7—9 мм, прямой или крючковатый . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. microphylla*
12(10). Все части (кроме верхней поверхности листа) с густым золотисто-коричневым опушением. Чашечка разрывается на 2 лопасти . . . . . . . . . . . . *A. kunhardtiana*
12+. Опушение значительно менее выраженное, чашечка разрывается на 3—5 частей . . . . . . 13
13. Листья 7—11-листочковые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 14

13+. Листья 1—5-листочковые (редко 7) . . . . . . . . . 15
14. Листочки 11—25 см дл., 6—11 см шир., продолговатые, тычиночные нити 25—35 мм, на гинофоре 1—2 завязи . . . . . . . . . *A. insignis* var. *insignis*
14+. Листочки 6—16 см дл., 3—5 см шир., продолговато-ланцетные, тычиночные нити 15—25 мм, завязь одиночная . . . . . . . . . *A. polyphylla*
15(13). Листочки прижатоопушенные, верхушка округлая или оттянутая . . . . . . . . . 16
15+. Листочки опушены прямыми волосками, верхушка не округлая . . . . . . . . . 18
16. Листочки 8.2—16 см дл., 4.5—9 см шир., снизу сизоватые или редкоопушенные, гинофор опушенный . . . . . . . . . 17
16+. Листочки 7—9 см дл., 3—5 см шир., снизу заметно волосистые, гинофор голый . . . *A. occidentalis*
17. Верхушка листочка округлая, бутоны до 20 мм дл., лепестки 35—45 мм дл. Растения Гайаны и прилегающих территорий . . . . . . . . . *A. insignis* var. *retusa*
17+. Верхушка листочка оттянутая, бутоны до 16 мм дл., лепестки 13—18 мм дл. Растения Бразильской Амазонии и Колумбии . . . . . . . . . *A. rio-negrae*
18(15). Гинофор до 10 мм дл., в 2—3 раза длиннее завязи . . . . . . . . . *A. latifolia* var. *pubescens*
18+. Гинофор почти равен завязи . . . . . . . . . 19
19. Листочки с четко выраженным жилкованием с обеих сторон . . . . . . . . . 20
19+. Жилкование слабо заметно, обычно только с верхней стороны . . . . . . . . . 21
20. Листочки блестящие, цветоносы и бутоны золотистые, столбик прямой . . . . . . *A. reticulata*
20+. Листочки матовые, цветоносы и бутоны кремовые, столбик сильно искривлен . . . . *A. speciosa*
21(19). Верхушка острая или заостренная, верхняя и нижняя сторона листочков разного цвета . . . 22
21+. Верхушка округлая или усеченная, листочки одноцветные . . . . . . . . . 23
22. Листочки прижато-опушенные снизу, сетчатые, лепестков 5, до 20—25 мм дл. . . . . *A. discolor*
22+. Листочки золотисто-опушенные, не сетчатые, лепестков 6, до 18 мм дл. . . . . . . . *A. aurea*
23(21). Рахис и черешочки опушенные, черешочки 5—7 мм дл. . . . . . . . . . *A. elliptica*
23+. Рахис и черешочки голые, черешочки 10—25 мм дл. . . . . . . . . . 24
24. Листочки яйцевидные или округлые, 7—15 см дл., 6—14 см шир., соцветие кистевидное . . . . . . . . . *A. paulberryi*
24+. Листочки эллиптические, 8.5—10 см дл., 3.5—4.5 см шир., соцветие метельчатое . . . *A. petiolulata*

## KEY FOR DETERMINATION OF *ALDINA* SPECIES

1. Leaves almost bare . . . . . . . . . 2
1+. Leaves more or less pubescent below . . . . . . . . . 10
2. Flowers large, petals to 45 mm long and 20 mm wide; on the one gynophor 2—3 carpels are formed . . . . . . . . . *A. diplogyne*
2+. Flowers in 2—3 times smaller, carpel single . . . . . . . . . 3
3. Ovary and gynophor bare or almost bare . . . . . . . . . 4
3+. Ovary and gynophor clearly pubescent . . . . . . . . . 5
4. Leaflets ovate or oblongo-ovate, pedicels 7—11 cm long, densely pilose. Plants of Venezuelan Guayana (Est. Bolivar) . . . . . . . . . *A. berryi*
4+. Leaflets elliptic or narrow-elliptic, pedicels strigose, 14—17 cm long. Plants of Brazilian Amazonia (region of Manaus) . . . . . . . . . *A. amazonica*
5(3). Leaflets glaucous below . . . . . . . . . *A. barnebyana*
5+. Leaflets not glaucous below . . . . . . . . . 6
6. Leaflets elliptic, oblong or triangular-ovate, inflorescence raceme, sparse; buds oblong or almost rounded 7—14 mm long . . . . . . . . . 7
6+. Leaflets from ovate to lanceolate; inflorescence paniculate, dense; buds rounded, 7—8 mm long . . . . . . . . . *A. heterophylla*
7. Leaves 1—2-jugate or unifoliolate, leaflets 5.5—15 cm long, 3.5—10 cm wide, pedicels goldish-velvet . . . 8
7+. Leaves 2—3-jugate, leaflets 4.5—7 cm long, 2.2—3.8 cm wide, pedicels rusty-pubescent . . . . . . . . . *A. aqua-nigrae*
8. Leaflets oblong-oval; pedicels 15—20 cm long; gynophor in 2—3 times longer than ovary . . . . . . 9
8+. Leaflets triangulato-ovate; pedicels 50—55 cm long; gynophor approximately equal to ovary in length . . . . . . . . . *A. stergiosi*
9. Leaves 1—2-jugate. Plants of Brazilian and Venezuelan Amazonia . . . . . . . *A. latifolia* var. *latifolia*
9+. Leaves tri- or unifoliolate. Endemic of Auyan-Tepu (Venezuela, Bolivar) . . . . . . . . . *A. latifolia* var. *auyantepuensis*
10(1). Ovary bare or almost bare . . . . . . . . . 11
10+. Ovary clearly pubescent . . . . . . . . . 12
11. Leaflets 20—25 cm long, 8.5—10 cm wide, style 3—4 mm long, straight . . . . . . . *A. macrophylla*
11+. Leaflets 8.2—15.5 cm long, 5.2—8.5 cm wide, style 7—9 mm long, straight or hooked . . . . . . . . . *A. microphylla*

12(10). All young parts of plant (except upper leaf surface) with dense goldish-brown pubescence. Calyx ruptures to 2 lobes . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. kunhardtiana*
12+. Pubescence less dense, calyx ruptures to 3—5 lobes . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 13
13. Leaves 3—5-jugate . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 14
13. Leaves 1—2-jugate (rarely 3) or unifoliolate . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 15
14. Leaflets 11—25 cm long, 6—11 cm wide, oblong, filaments 25—35 mm long, 1—2 carpels on one gynophor . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. insignis*
14+. Leaflets 6—16 cm long, 3—5 cm wide, oblongo-lanceolate, filaments 15—25 mm long, carpel single . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. polyphylla*
15(13). Leaflets adpressed-pubescent, apex rounded or attenuate . . . . . . . . . . . . . . . 16
15+. Leaflets pubescent with straight hairs, apex not rounded . . . . . . . . . . . . . . . . . . 18
16. Leaflets 8.2—16 cm long, 4.5—9 cm wide, gloucous or sparsely-pubescent below, gynophor pubescent . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 17
16+. Leaflets 7—9 cm long, 3—5 cm wide, evidently pubescent below, gynophor bare . . . *A. occidentalis*
17. Leaflets apex rounded or obtuse, buds to 20 mm long, petals 35—45 mm long. Plants of Guayana and adjacent territory . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. insignis* var. *retusa*
17+. Leaflets apex acute, buds 12 mm long, petals 13—16 mm long. Plants of Venezuelan Guayana . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . *A. rio-negrae*
18(15). Gynophor in 2—3 times longer than ovary . . . . . . . . . . . . . . *A. latifolia* var. *pubescens*
18+. Gynophor approximately equal to ovary . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 19
19. Leaflets with clearly noticeable veins on both sides . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 20
19+. Veins slightly noticeable, more evident on upper surface . . . . . . . . . . . . . . . . . 21
20. Leaflets nitid; pedicels and buds goldish; style straight . . . . . . . . . . . . . . . . *A. reticulata*
20+. Leaflets dull; pedicels and buds white-rose; style evidently bent . . . . . . . . . . . . *A. speciosa*
21(19). Apex acute, leaflets discolor . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 22
21+. Apex rounded or truncated. Leaflets plain . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 23
22. Leaflets adpressed-pubescent below, tesselate; petals in number of 5, to 20—25 mm long . . . *A. discolor*
22+. Leaflets goldish-pubescent, not tesselate; petals in number of 6, to 18 mm long . . . . . . . *A. aurea*
23(21). Rachis and petiolules pubescent, petiolules 5—7 mm long . . . . . . . . . . . . . . *A. elliptica*
23+. Rachis and petiolules bare, petiolules 10—25 mm long . . . . . . . . . . . . . . . . . . 24
24. Leaflets ovate or rounded, 7—15 cm long, 6—14 cm wide, inflorescence racemose . . . . *A. paulberryi*
24+. Leaflets elliptic 8.5—10 cm long, 3.5—4.5 cm wide, inflorescence paniculate . . . . . . *A. petiolulata*

## Aldina barnebyana M. Gonczarov et Yakovl. sp. nov.

Arbor. Folia composita, foliola numero 3—5. Petiolus et petioluli glabri, 6—6.5 mm lg., petioluli 1—1.2 mm lg. Foliolula subcoriacea, glabra, subtus pruina opacoglauca, oblonga-ovata, basi obtusicuneata et apice paulo attenuato, 8.8—12 cm lg., 3.5—4.5 cm lat., nervi paulum distincti, numerus parium nervorum primariorum 10—12. Inflorescentia racemosa (racemus compositus), pedunculi 20.5—23 cm lg., glabri, pedicelli 10—12 mm lg., tecti vel subcurvati. Calyx glaber, dirumpens in 3—5 lacinias formae irregularis. Petala alba. Filamenta glabra, 10—18 mm lg., antherae lineares, 5—6 mm lg., dorsales. Gynophorum 5—12 mm lg., ovarium ellipticum vel oblongum, 5—8 mm lg., 2—3 mm lat., stylus leviter declinatus, 4—5 mm lg., stigma punctatum. Ovarium et gynophorum ferrugineopilosum, stylus glaber. Fructus ignotus est (fig. 1).

Typus: Venezuela, Est. Bolivar, Dtto Heres. Base central de Guaiquinima-Tepui, 90 km al S de la Paragua. 5661. G. Aymard 12 V 1987. (NY).

Affinitas. Similis *A. microphylla* M. Gonczarov et Yakovl., pruina paginae inferioris folioluli opaca (nec hujus absentia), pedunculis glabris 20—23 cm lg. (nec setosis 14—16 cm lg.) et ovario atque gynophoro ferrugineopiloso (nec glabriusculo) differt.

Дерево. Листья сложные, листочки в числе 3—5. Черешок и черешочки голые, 6—-6.5 см дл., черешочки 1—1.2 см дл. Листочки почти кожистые, голые, снизу с матовым сизым налетом, продолговато-яйцевидные, с тупоклиновидным основанием и несколько оттянутой верхушкой, 8.8—12 см дл., 3.5—4.5 см шир., жилки слабо заметные, число пар жилок первого порядка 10—12. Соцветие кистевид-

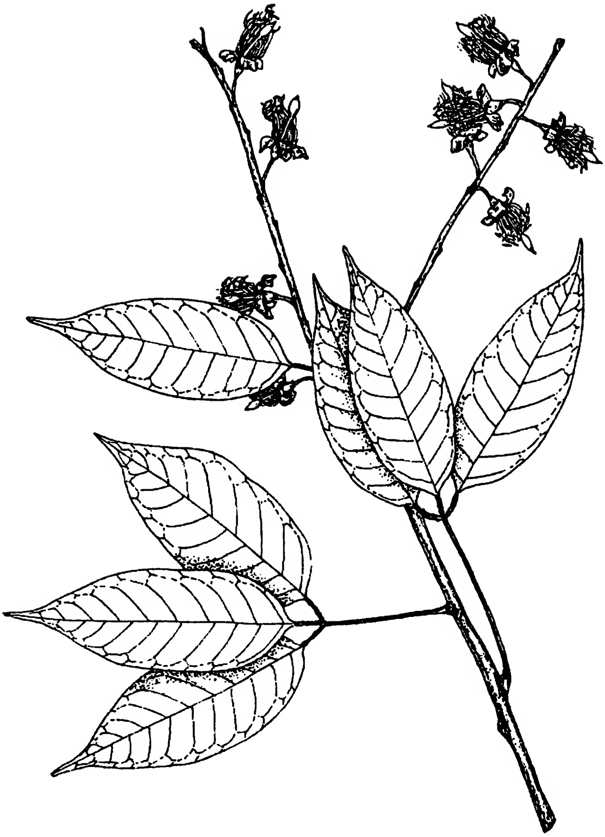


Рис. 1. Внешний вид *Aldina barnebyana* M. Gonczarov et Yakovl. (по типу).

ное (сложная кисть), цветоносы 20.5—23 см дл., голые; цветоножки 10—12 мм дл., прямые или слегка изогнутые. Чашечка голая, разрывающаяся на 3—5 долей неправильной формы. Лепестки белые. Тычиночные нити голые, 10—18 мм дл., пыльники линейные, 5—6 мм дл., дорсальные. Гинофор 5—12 мм дл., завязь эллиптическая или продолговатая, 5—8 мм дл., 2—3 мм шир., столбик слегка оттянутый, 4—5 мм дл., рыльце точечное. Завязь и гинофор ржаво-волосистые, столбик голый. Плод неизвестен (рис. 1).

Тип: 5771 Venezuela, Est. Bolivar, Dtto Heres. Base central de Guaiquinima-Tepui, 90 km al S de la Paragua. G. Aymard 12 V 1987. (NY).

Родство: Сходна с *A. microphylla* M. Gonczarov et Yakovl., отличается матовым налетом с нижней стороны листочка (а не его отсутствием), голыми цветоносами 20—23 см дл. (а не щетинистыми 14—16 см дл.) и ржаво-волосистыми завязью и гинофором (а не почти голыми).

## Aldina rio-negrae M. Gonczarov et Yakovl. sp. nov.

Arbor ad 20 m alta. Folia imparipinnata, foliola numero 1—3. Petioli et petioluli glabri, 5—13 cm lg., petioluli 0.6—1.2 cm lg. Foliola coriacea, supra glabra, subtus glabra vel raro pubescentia, latiovata vel ovata, basi rotundata vel rotundato-cuneata et apice acu-

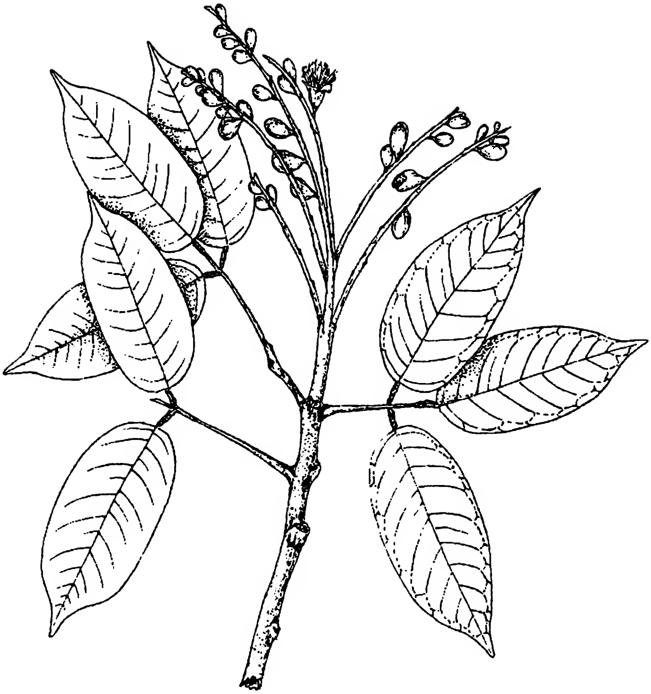


Рис. 2. Внешний вид *Aldina rio-negrae* M. Gonczarov et Yakovl. (по типу).

tato, 8.7—15.8 cm lg., 4.2—8.2 cm lat., nervi bene distincti pagina superiore, nervi primarii numero 8—10. Inflorescentia racemosa (racemus compositus) vel subpaniculata, pedunculi, 11—14 cm lg., parum pubescentes. Alabastra obovata vel subrotundata, velutina, 8—12 mm lg., 5—7 mm lat. Calyx extra velutinus, intus pilosus. Petala alba, obovata, glabra, 13—16 mm lg., 10—14 mm lat. Filamenta glabra, 8—11 mm lg., antherae glabrae, lineares, 5—6 mm lg., dorsales. Gynophorum 4—5 mm lg., ovarium oblongum, 6 mm lg., 2 mm lat., stylus rectus, 5—6 mm lg., stigma punctatum. Ovarium et gynophorum tomentosum, stylus glaber (fig. 2).

Typus: Venezuela, T. F. Amazonas. Selvas pluviales ribereñas del Rio-Negro, entre S.-Carlos de Rio-Negro y la boca del Rio-Casiquare. 13096. B. Stergios, G. Aymard, K. Kubitzki, E. Melguerra. 10—22 II 1989. (NY).

Affinitas: Similis *A. latifolia* var. *pubescens*, apice folioli attenuato (nec accutato), alabastris ad 12 mm lg. (nec 12—15 mm lg) et gynophoro ovario subaequali (nec 2—3-plo longiore).

Nomen speciei loco colligendi speciminis typici connexum est.

Дерево до 20 м выс. Листья непарноперистосложные, листочки в числе 1—3. Черешки и черешочки голые, 5—13 см дл., черешочки 0.6—1.2 см дл. Листочки кожистые, сверху голые, снизу голые или редкоопушенные, широкояйцевидные или яйцевидные, с округлым или округлоклиновидным основанием и заостренной верхушкой, 8.7—15.8 см дл., 4.2—8.2 см шир., жилки хорошо заметны с верхней стороны, жилки первого порядка в числе 8—10. Соцветие кистевидное (сложная кисть) или слабометельчатое, цветоносы 11—14 см дл., слабоопушенные, цветоножки 2—5 мм дл. Бутоны обратнояйцевидные или почти округлые, бархатистые, 8—12 мм дл., 5—7 мм шир. Чашечка снаружи бархатистая, изнутри волосистая.

Лепестки белые, обратнояйцевидные, голые, 13—16 мм дл., широкие. Тычиночные нити голые, 8—11 мм дл., пыльники голые, линейные, 5—6 мм дл., дорсальные. Гинофор 4—5 см дл., завязь продолговатая, 6 мм дл., 2 мм шир., столбик прямой, 5—6 мм дл., рыльце точечное. Завязь и гинофор войлочные, столбик голый (рис. 2).

Тип: 13096 Venezuela, T. F. Amazonas. Selvas pluviales ribereñas del Rio-Negro, entre S.-Carlos de Rio-Negro y la boca del Rio-Casiquare. B. Stergios, G. Aymard, K. Kubitzki, E. Melguerra. 10—22 II 1989. (NY).

Родство: Сходна с *A. latifolia* var. *pubescens*, отличается оттянутой верхушкой листочка (а не заостренной), бутонами до 12 мм дл. (а не 15—20 мм дл.) и гинофором, приблизительно равным завязи (а не в 2—3 раза более длинным).

Название вида связано с местом сбора типового образца.

### Aldina aquae-nigrae M. Gonczarov et Yakovl. sp. nov.

Arbor ad 10 m alta. Folia imparipinnata, foliola numero 3. Petioli et petioluli glabri, 4.5—5.5 cm lg., petioluli 1—1.4 cm lg. Foliola coriacea, glabra, bicoloria, supra viridia, subtus glauscentia, elliptica, bas rotundato-emarginata et apice obtuse acutato,

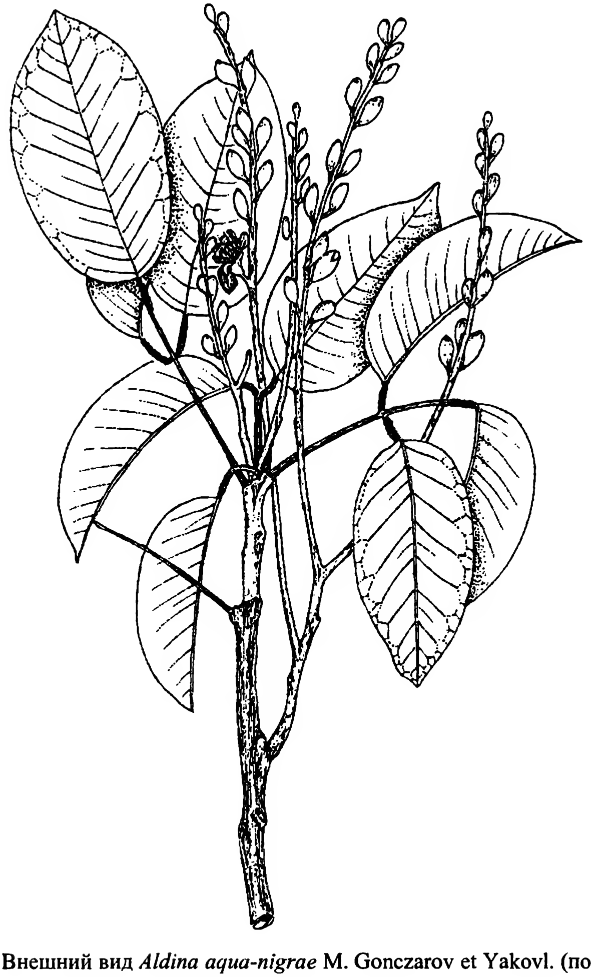


Рис. 3. Внешний вид *Aldina aqua-nigrae* M. Gonczarov et Yakovl. (по типу).

8.7—14.5 cm lg., 5.2—8.5 cm lat., nervatio bene distincta, nervi primarii numero 9—11. Inflorescentia racemosa (racemus compositus), pedunculi 13—27 cm lg. velutini, pedicelli 2—6 mm lg. Alabastra oblonga, ovata, velutina, 8—12 mm lg., 6—7 mm lat. Calyx extra velutinus, intus glaber, dirumpens in 3—4 lacinias formae irregularis. Petala numero 4—5, alba, oblonga, glabra, 14—18 mm lg., 7—9 mm lat. Filamenta glabra, 15—19 mm lg., antherae glabrae, lineares, 7—9 mm lg., dorsales. Gynophorum 7—9 mm lg., velutinum, ovarium subglabratum, oblongum, 5—7 mm lg., 2—3 mm lat., stylus rectus vel reduncus, 7—9 mm lg., glaber, stigma punctatum. Fructus ignotus est (fig. 3).

Typus: Selva pluviales de rebalsae del Bajo Emoni, que descembroca en el rio Siapo. 9239. B. Stergios, G. Aymard, 18 II—4 III 1986. (NY).

Affinitas: Similis *A. macrophylla*. Foliolis, 8.7—14.5 mm lg. (nec 20—25 mm lg.), et stylo 7—9 mm lg. (nec 3—4 mm lg) differt.

Дерево до 10 м выс. Листья непарноперистосложные, листочки в числе 3. Черешки и черешочки голые, 4.5—5.5 см дл., черешочки 1—1.4 см дл. Листочки кожистые, голые, двухцветные, сверху зеленые, снизу сизоватые, эллиптические, с округло-выемчатым основанием и тупозаостренной верхушкой, 8.7—14.5 см дл., 5.2—8.5 см шир., жилкование хорошо заметно, жилки первого порядка в числе 9—11. Соцветие кистевидное (сложная кисть), цветоносы 13—27 см дл., бархатистые, цветоножки 2—6 мм дл. Бутоны продолговатые, яйцевидные, бархатистые, 8—12 мм дл., 6—7 мм шир. Чашечка снаружи бархатистая, изнутри голая, разрывающаяся на 3—4 доли неправильной формы. Лепестки в числе 4—5, белые, продолговатые, голые, 14—18 мм дл., 7—9 мм шир. Тычиночные нити голые, 15—19 мм дл., пыльники голые, линейные, 7—8 мм дл., дорсальные. Гинофор 7—9 мм дл., бархатистый, завязь почти голая, продолговатая, 5—7 см дл., 2—3 мм шир., столбик прямой или крючковатый, 7—9 мм дл., голый, рыльце точечное. Плод неизвестен (рис. 3).

Тип: 9239 Selva pluviales de rebalsae del Bajo Emoni, que descembroca en el rio Siapo. B. Stergios, G. Aymard, 18 II—4 III 1986. (NY).

Родство: Сходна с *A. macrophylla*. Отличается листочками 8.2—15.5 см дл. (а не 20—25 см дл.) и столбиком 7—9 мм дл. (а не 3—4 мм дл.).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П., Повыдыш М. Н.* Обзор трибы *Swartzieae* s. l. (*Fabaceae*) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 114—136.

*Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П., Повыдыш М. Н.* Новая подтриба *Aldiniinae* трибы *Swartzieae* семейства *Fabaceae* и новые виды рода *Aldina* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 312—321.

*Aymard C. G.* The new species of *Aldina* (*Swartzieae, Leguminosae*) from Venezuela // Novon. 1998. Vol. 8. N 4. P. 311—312.

*Cowan R. S.* Botany of Guiana Highlands // Mem. New York Bot. Gard. 1953. Vol. 8. P. 107—109.

*Cowan R. S.* Botany of Guiana Highlands // Mem. New York Bot. Gard. 1958. Vol. 10. N 1. P. 145—146.

*Cowan R. S.* Botany of Guiana Highlands // Mem. New York Bot. Gard. 1961. Vol. 10. N 4. P. 70.

*Endlicher J. S. L.* Genera Plantarum secunda. Vindobonae, 1836—1840. 1473 p.

*Irwin H. S.* Caesalpiniaceae. *Aldina latifolia* var. *auyantepuensis* Pittier ex H. S. Irwin // Acta Bot. Venez. 1967. Vol. 2. N 5—8. P. 225.

*Legumes* of the World / Eds by G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder, M. Lock. Kew: Royal Botanic Garden, 2005. 577 p.

*Stergios B., Aymard G.* A striking new species of *Aldina* (*Fabaceae—Swartzieae—Aldiniinae*) from the Venezuela Guayana Highlands // Harvard Papers of Botany. 2008. Vol. 13. N 1. P. 29—33.

*Stergios B., Cowan R. S. Aldina.* Flora of the Venezuela Guayana. Sent Louis. (Eds P. E. Berry, K. Yatskevich, B. K. Holst). 1999. Vol. 5. P. 245—253.

## SUMMARY

A brief review of the genus *Aldina* Endl. is given. Descriptions and illustrations of 3 new species of *Aldina* from Venezuela (*Aldina barnebyana* M. Gonczarov et Yakovl., *Aldina rio-negrae* M. Gonczarov et Yakovl., *Aldina rio-negrae M.* Gonczarov et Yakovl., *Aldina aquae-nigrae* M. Gonczarov et Yakovl.) and the key for determination of species are presented.

---

УДК 582.542.1 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

© Н. Н. Цвелёв

# КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О ЗЛАКАХ (*POACEAE*) РОССИИ

## N. N. TZVELEV. CRITICAL NOTES ON GRASSES (*POACEAE*) OF RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 29.07.2008

**Приводятся описания новых таксонов и новые комбинации таксонов разных рангов из триб *Triticeae*, *Bromeae* и *Aveneae* семейства злаков (*Poaceae*) с территории России.**

**Ключевые слова: *Poaceae*, Россия, новые таксоны, новые комбинации, роды *Elytrigia*, *Agropyron*, *Hystrix*, *Leymus*, *Hordeum*, *Bromopsis*, *Avenula*.**

### Род *ELYTRIGIA* Desv.

На основании геномного критерия родов (Цвелёв, 1991) этот род был разделен на ряд самостоятельных родов (Löve, 1984), в основном соответствовавших принимаемым в нем секциям. Однако из-за недостаточного морфологического обоснования их выделения мы предпочитаем сохранять его в объеме, принятом выдающимся российским агростологом С. А. Невским (1936). Даже принимаемый в последнее время авторами крупных флористических сводок (например, Chen, Zhu, 2006; Carlson, 2007) род *Pseudoroegneria* (Nevski) A. Löve, включающий диплоидные (с 2n = 14) виды с первичным геномом и являющийся одной из предковых групп для обширного рода *Elymus*, очень тесно связан с преимущественно тетраплоидной секцией *Caespitosae* (Rouy) Tzvel. рода *Elytrigia* и вряд ли заслуживает отделения от него. Вряд ли заслуживает отделения от *Elytrigia* в особый род — *Kengyilia* Yen et Yang (1990, Canad. Journ. Bot. 68 : 1897) — и отсутствующая в России азиатская секция *Elytrigia* sect. *Hyalolepis* Nevski с типом *E. batalinii* (Krasn.) Nevski. Описанный из России как принадлежащий к этой секции вид *E. kaachemica* Lomonosova et Krasnob. оказался видом рода *Elymus* (Артемов, Агафонов, 2005). Волосистыми колосками с видами секции *Hyalolepis* сходна небольшая, преимущественно американская, группа видов из родства *E. dasystachya* (Hook.) A. et D. Löve, представленная в России восточносибирским видом *E. villosa* (Drob.) Tzvel. Она также заслуживает ранга самостоятельной секции: **Elytrigia sect. Dasystachyae (A. Löve) Tzvel. comb. nov** (=*Elymus* sect. *Dasystachyae* A. Löve, 1984, Feddes Repert. 95, 7—8 : 469). Еще раньше она была предложена О. Н. Дубовик (1977 : 8), но лишь в качестве «предварительного» названия.

### Род *AGROPYRON* Gaertn.

Этот род был разделен нами (Цвелёв, 2006) на 2 секции: *Douglasdeweya* (Yen, Yang et Baum) Tzvel. с типом *A. wangii* (Yen, Yang et Baum) Tzvel. и *Agropyron* s. str., соответствующие так называемым «узкоколосым» и «ширококолосым» житнякам. К принятым нами (Цвелёв, 1976) для России «ширококолосым» житнякам Г. А. Пешкова (1990) добавила еще 3 сибирских вида: *A. angarense* Peschkova, *A. distichum* (Georgi) Peschkova и *A. ericksonii* (Meld.) Peschkova, а также описанный нами ранее как подвид *A. kazachstanicum* (Tzvel.) Peschkova. Однако одному из них приходится дать новое название, которое мы даем в честь автора этой обработки — Г. А. Пешковой.

**Agropyron peschkovae Tzvel. nom. nov.** — *Bromus distichus* Georgi, 1775, Bemerk. Reise Russ. Reich. 1 : 197. — *Agropyron distichum* (Georgi) Peschkova, 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 37, non (Thunb.) Roem. et Schult., 1817.

Заслуживающим видового ранга мы считаем описанный нами ранее в качестве разновидности голоколосковый таксон из родства *A. cristatum* (L.) Beauv.

**Agropyron glabrispiculatum (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *A. cristatum* var. *glabrispiculatum* Tzvel., 1968, в Раст. Центр. Азии, 4 : 191; Цвел., 2006, Новости сист. высш. раст. 38 : 86.

Этот вид имеет такие же тесно скученные колоски в колосе, как и *A. cristatum*, но лишенные опушения. Он описан из Кашгарии («Ущелье Улан-Туз системы р. Чарлым, 27 VI 1909, Д. Дивногорская» — LE ), но, встречаясь довольно спорадически, доходит через Казахстан до окр. г. Орска в Оренбургской обл., где находится пока единственное местонахождение его в России. Широко распространенный в лесостепных и степных районах России *A. pectinatum* (Bieb.) Beauv. с голыми колосками отличается от этого вида расставленными колосками. Стоит отметить, что *A. pectinatum*, как и близкий к нему гибридогенный *A. imbricatum* Roem. et Schult., легко разносится с помощью человека в отличие от более континентального вида *A. cristatum*. Близкий к *A. glabrispiculatum* таксон с почти голыми колосками, но густо и довольно длинно волосистыми стеблями и листьями был описан нами с очень богатых эндемичными видами южных склонов Даралагезского хребта в Закавказье в ранге разновидности. Колоски у него немного более расставленные, чем у *A. glabrispiculatum*. Считаем, что он также заслуживает ранга самостоятельного вида.

**Agropyron czerepanovii Tzvel. sp. nov.** — *A. pectinatum* var. *daralaghesicum* Tzvel. 1993, Бот. журн. 78, 10 : 87. — Typus (тип): «Нахичеванская АССР, Норашенский р-н, сухие каменистые склоны Даралагезского хребта в 2—3 км к сев. от пос. Карабагляр, 20 VI 1957, N 181, Н. Цвелёв, С. Черепанов» (LE). — Вид назван в честь одного из его коллекторов, выдающегося российского ботаника С. К. Черéпанова.

## Род *HYSTRIX* Moench.

Самостоятельность этого рода признается далеко не всеми. Так, A. Löve (1984) относил все его виды к роду *Elymus*, хотя обычное присутствие корневищ и сильная редукция колосковых чешуй свидетельствуют против этого. Новейшие молекулярно-генетические и другие исследования показали, что из 3 видов флоры России *H. coreana* (Honda) Ohwi более близок к видам рода *Leymus*, чем к другим видам *Hystrix*. По строению колосков (в том числе по довольно хорошо развитым колосковым чешуям) он, пожалуй, также более близок к *Leymus*, куда мы его и относим в качестве особой монотипной секции.

**Leymus sect. Hystricoides Tzvel. sect. nov.** — Spiculae 1—2 in spicae nodis. Glumae subulatae, uninerves. Lemmata glabra, arista 1.5—4 mm lg. Plantae non halophilae, rhizomatosa. — Колоски по 1—2 в узлах колоса. Колосковые чешуи шиловидные, с 1 жилкой. Нижние цветковые чешуи голые, с остью 1.5—4 мм дл. Не галофильные корневищные растения. — Typus (тип): *L. coreanus* (Honda) Jensen et Wang, 1997, Intern. Journ. Pl. Sci. 158, 6 : 872. — Sectio monotypica.

2 других вида рода *Hystrix* флоры России очень обособлены, как друг от друга, так и от типа рода — американского вида *H. patula* Moench. Они, несомненно, заслуживают выделения в качестве особых секций, которые, может быть, правильнее принимать за подроды или даже за самостоятельные роды.

**Hystrix sect. Macrohystrix Tzvel. sect. nov.** — Plantae 70—150 cm altae. Foliorum laminae lanceolatae, 10—30 mm lt., versus basin valde angustatae. Lemmata 8—12 mm lg., arista 8—12 mm lg. — Растения 70—150 см выс. Листовые пластинки ланцетные, 10—30 мм шир., к основанию сильно суженные. Нижние цветковые чешуи 8—12 мм дл., с остью 8—12 мм дл. — Typus (тип): *H. komarovii* (Roshev.) Ohwi. — Sectio monotypica.

**Hystrix sect. Microhystrix Tzvel. sect. nov.** — Plantae 25—80 cm altae. Foliorum laminae lineares, 2—7 mm lt., versus basin non angustatae. Lemmata 6—9 mm lg., arista 3—5 mm lt. — Растения 25—80 см выс. Листовые пластинки линейные, 2—7 мм шир., к основанию не суженные. Нижние цветковые чешуи 6—9 мм дл., с остью 3—5 мм дл. — Typus (тип): *H. sibirica* (Trautv.) Kuntze. — Sectio monotypica.

Для разновидности *H. sibirica* с голыми колосками предлагается новая комбинация: **H. sibirica var. glabriglumis (Roshev.) Tzvel. comb. nov.** — *Asperella sibirica* var. *glabriglumis* Roshev. 1929, во Фл. Забайк. 1 : 104.

## Род *LEYMUS* Hochst.

В этом роде мы предлагаем 2 комбинации в ранге видов.

**Leymus kirghisorum (Drob.) Tzvel. comb. nov.** — *Elymus kirghisorum* Drob., 1915, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 14 : 135. — *Leymus karelinii* (Turcz.) Tzvel. var. *kirghisorum* (Drob.) Tzvel., 1973, в Новости сист. высш. раст. 10 : 49. — Этот заходящий в Россию лишь в качестве заносного растения в Удмуртию (окр. Сарапула) вид отличается от близкого *L. karelinii* голыми и гладкими на спинке нижними цветковыми чешуями.

**Leymus mongolicus (Meld.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *Elymus dasystachys* Trin. var. *mongolicus* Meld., 1949, in Norlindh, Fl. Mong. Steppe, 1 : 128. — *Leymus secalinus* (Georgi) Tzvel. var. *mongolicus* (Meld.) Tzvel., 1968, в Раст. Центр. Азии, 4 : 210. — *L. dasystachys* (Trin.) Pilger var. *mongolicus* (Meld.) Peschkova, 1990, во Фл. Сиб. 2 : 47. — Отличается от близких видов из родства *L. secalinus* s. l. более широкими и часто немного перекрывающими друг друга колосковыми чешуями, довольно внезапно переходящими в их шиловидную часть. В России известен лишь в пограничных районах Алтая.

## Род *HORDEUM* L.

Найденный в Удмуртии (Баранова и др., 1992, Консп. фл. Удмурт. : 131; Цвел. 2006, Новости сист. высш. раст. 38 : 98) в качестве заносного растения североамериканский вид *H. pusillum* Nutt. был отнесен нами (Цвелёв, цит. соч.) к секции *Trichostachys* Dumort. с типом *H. murinum* L., от которой он отличается листьями без ушков и строением колосковых чешуй, заслуживая выделения в особую, эндемичную для Америки секцию.

**Hordeum sect. Pusilla Tzvel. sect. nov.** — Glumae glabrae, in spiculam mediam in grege dilatatae lanceolate-lineares. Foliorum vaginae apice sine auriculis. — Колосковые чешуи голые, у среднего в группе колоска расширенные ланцетно-линейные. Влагалища листьев на верхушке без ушков. — Typus (тип): *H. pusillum* Nutt.

## Род *BROMOPSIS* Fourr.

В России этот род представлен 4 предложенными нами (Цвелёв, 1993) секциями: лесной *Bromopsis* с типом *B. ramosa* (Huds.) Holub, петрофильной кавказской *Caucasigenae* Tzvel., преимущественно степной *Stepposae* Tzvel. и преимущественно луговой *Rhizomatosae* Tzvel. Однако вполне обособленное положение среди российских видов рода занимает еще дальневосточный, но преимущественно североамериканский вид *B. canadensis* (Michx.) Holub, для которого следует принимать приоритетное название *B. ciliata* (L.) Holub (1973, Folia Geobot. Phytotax. Praha, 8, 2 : 167 = *Bromus ciliatus* L. 1753, Sp. Pl. : 76). Это рыхлодерновинный опушечный многолетник с плоскими листьями без ушек, мелкими (1—2 мм дл.) пыльниками и диплоидным (2n = 14) числом хромосом. На наш взгляд, этот вид вместе с несколькими американскими видами — *B. richardsonii* (Link) Holub и др. — заслуживает выделения в особую секцию.

**Bromopsis sect. Ciliatae Tzvel. sect. nov.** — Plantae perennes laxe caespitosae foliis sat latis planis. Vaginae sine auriculus. Lemmata aristata. Antherae 1—2 mm lg. — Многолетние рыхлодерновинные растения с довольно широкими плоскими листьями. Влагалища без ушек. Нижние цветковые чешуи остистые. Пыльники 1—2 мм дл. — Typus (тип): *B. ciliata* (L.) Holub.

Выделенные нами ранее в пределах кавказского вида *B. biebersteinii* (Roem. et Schult.) Holub из секции *Caucasigenae* подвиды мы считаем заслуживающими более высокого таксономического ранга самостоятельных видов.

**Bromopsis beckeri (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *B. biebersteinii* var. *beckeri* Tzvel., 1974, Новости сист. высш. раст. 11 : 72. — *B. biebersteinii* subsp. *beckeri* (Tzvel.) Tzvel., 2006, в Консп. фл. Кавк. 2 : 279.

**Bromopsis kazbeckii (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *B. biebersteinii* var. *kazbeckii* Tzvel., 1974, l. c. : 72. — *B. biebersteinii* subsp. *kazbeckii* (Tzvel.) Tzvel., 2006, l. c. : 279.

Наибо́льшие трудности в отношении систематики имеются в наиболее «молодой» секции *Rhizomatosae*, в которой все виды связаны переходами гибридного происхождения (да и сами виды являются стабилизировавшимися древними гибридами). Нами (Цвелёв, 1976) были приняты лишь 3 вида, позднее вошедшие в эту секцию, из которых один — *B. pumpelliana* — был разделен на 6 подвидов, причем в пределах типового подвида были приняты 5 разновидностей, в основном соответствующих разновидностям В. П. Дробова. Г. А. Пешкова (1990) попыталась более глубоко разобраться в *B. pumpelliana* s. l. и приняла 9 видов из этого родства. В результате просмотра материалов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) мы убедились, что кроме видов Пешковой в этой группе стоит признать еще ряд видов, отчасти основывающихся на ранее описанных таксонах.

**Bromopsis flexuosa (Drob.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *Bromus sibiricus* var. *flexuosus* Drob., 1914, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 12 : 235, non *Bromus flexuosus* Planchuelo, 1983. — *Bromopsis pumpelliana* var. *flexuosa* (Drob.) Tzvel., 1976, Злаки СССР : 219. — *B. pumpelliana* subsp. *flexuosa* (Drob.) Probat., 1985, в Раст. сов. Дальн. Вост. 1 : 144. — Это довольно высокое (до 120 см выс.) растение с голыми листьями 3—8 мм шир., широко раскидистыми метелками со слабо окрашенными колосками; нижние цветковые чешуи 10—12 мм дл., с хорошо развитыми боковыми полосками волосков и остью 3—6 мм дл. Лектотип был выбран Н. С. Пробатовой (1985, цит. соч.): «Амурская обл., Зейско-Буреинский р-н, окр. дер. Бахаревой на р. Бурее, откос берега, 6 VI 1910, М. Короткий» (LE).

**Bromopsis bargusinensis (Drob.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *Bromus sibiricus* var. *bargusinensis* Drob., 1914, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 12 : 237, fig. 2. — *Bromopsis pumpelliana* var. *bargusinensis* (Drob.) Tzvel., 1976, Злаки СССР : 220. — Typus (тип): «Забайкальская обл., Баргузинский у., р. Ина выше верхнего перевоза, среди галечника по берегу р. Ины, 15 VI 1911, № 552, М. Короткий и П. Николаев» (LE, с 3 изотипами). — Образует рыхлые дерновины с короткоползучими подземными побегами и тонкими стеблями 25—50 см выс. Метелки широко раскидистые, с тонкими веточками. Нижние цветковые чешуи 9—11 мм дл., с остями 1.5—4 мм дл. и хорошо развитыми боковыми полосками волосков. По-видимому, эндемик гор Забайкалья.

**Bromopsis simaczevae (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *Bromopsis pumpelliana* subsp. *simaczevae* Tzvel., 2006, Новости сист. высш. раст. 38 : 104. — Описан с обнажений известняка и гипса в бассейне р. Пинеги в Архангельской обл.

**Bromopsis uralensis (Govor.) Tzvel. comb. nov.** — *Bromus uralensis* Govor., 1937, Фл. Урала : 531, рис. 37. — *Bromopsis pumpelliana* subsp. *pumpelliana*; Цвел., 1976, Злаки СССР : 219, p. min. p. — По- видимому, все же особый вид составляют популяции *B. pumpelliana* s. l. с субальпийских лугов Северного Урала, своеобразие которых было отмечено еще В. С. Говорухиным. Нами (Цвелёв, 1976). *B. uralensis* был отнесен к *B. pumpelliana* s. str., однако, согласно обработке этого рода в новейшей североамериканской флоре (Barkworth, 2007), этот описанный из штата Монтана вид по общему облику и форме метелки значительно приближается к *B. inermis*, а из российских видов этого родства более похож на *B. sibirica*, чем на *B. taimyrensis* Peschkova, к которому близок *B. uralensis*. К сожалению, достоверный материал по *B. pumpelliana* в Гербарии LE отсутствует.

**Bromopsis roshevitziana Tzvel. sp. nov.** — Planta 30—60 cm alta, longe rhizomatosa. Culmi sub panicula et in nodis dense pilosi, nodo supremo in quadrante inferiore posito. Foliorum vaginae et laminae dense et semiadpresse pilosae, laminae 3—8 mm lt. Paniculae rami breviter et molliter pilosi, spiculis 1—5 gerentes. Spicularum rachis pilis 0.3—0.5 mm lg. tecta. Lemmata 8—9 mm lg., ad latera sat parce pubescentia, aristis 1—2 mm lg. Paleae secus carinas rigide ciliatae. — Длиннокорневищное растение 30—60 см выс. Стебли под метелкой и в узлах густо волосистые, с самым верхним узлом в их нижней четверти. Влагалища и пластинки листьев густо и полуприжато волосистые, пластинки 3—8 мм шир. Веточки метелок коротко и мягко волосистые, несущие по 1—5 колосков. Ось колосков покрыта волосками 0.3—0.5 мм дл. Нижние цветковые чешуи 8—9 мм дл., по бокам довольно слабо волосистые, с остями 1—2 мм дл. Верхние цветковые чешуи по килям жестко реснитчатые.

Typus (тип): «Jacutia, in viciniis opp. Jacutsk, mons Czuczur-Muran, in partitione papposa, 20 VIII 1943, N 169, M. Karavajev» (LE). — «Якутия, окр. Якутска, гора Чучур-Муран, на степном участке, 20 VIII 1943, N 169, М. Караваев» (LE).

Affinitas (родство). A speciebus proximis — *B. korotkiji* (Drob.) Holub et *B. ircutensis* (Kom.) A. et D. Love culmorum nodo supremo in quadrante inferiore posito et lemmatis ad latera parce pubescentibus arista 1—2 mm lg. differt. — От наиболее близких видов — *B. korotkiji* и *B. ircutensis* — отличается самым верхним узлом стеблей, расположенным в их нижней четверти и нижними цветковыми чешуями по бокам рассеянно волосистыми с остью 1—2 мм дл.

Этот вид был намечен для описания под названием «*Bromus jacutensis* m.» выдающимся российским агростологом Р. Ю. Рожевицем в 1947 г., но его смерть помешала публикации. Мы называем вид в его честь.

**Bromopsis probatovae Tzvel. sp. nov.** — Planta perennis, 40—70 cm alta, laxe caespitosa, surculis subterraneis brevibus habens. Culmi glabri, nodo supremo in triente superiore posito, interdum vix piloso. Laminae foliorum inferiorum 1.5—3 mm lt., partim convolutae, glabrae vel supra sparse pilosae, caulinae 3—6 mm lt. glabrae. Panicula laxa et multispiculata, ramis tenuibus scabriusculis, spiculas 1—2 gerentibus. Spiculae 5—9-florae, rachide elongata, brevissime pilosa. Glumae anguste lanceolatae, acutatae, inferior superiore 1.5—1.7 brevior. Lemmata 9—12 mm lg., arista 2—6 mm lg., ad latera in triente inferiore brevissime pilosa. Paleae secus carinas scabrae. — Многолетнее рыхлодерновинное растение 40—70 см выс. с короткими ползучими побегами. Стебли голые, с самым верхним узлом, расположенным в нижней трети стебля и иногда с немногими волосками. Пластинки нижних листьев 1.5—3 мм шир., отчасти вдоль свернутые, голые или сверху с редкими волосками, стеблевые 3—6 мм шир., голые. Метелки рыхлые и многоколосковые, с тонкими слабо шероховатыми веточками, несущими по 1—2 колоска. Колоски с 5—9 цветками, с удлиненной и кратчайше волосистой осью. Колосковые чешуи узколанцетные, заостренные, нижняя в 1.5—1.7 раза короче верхней. Нижние цветковые чешуи 9—12 мм дл., с остью 2—5 мм дл., по бокам в нижней трети очень коротко волосистые. Верхние цветковые чешуи по килям шероховатые.

Typus (тип): «Regio Austro-Ussuriensis, systema fl. Suczan, mons Zolotaja prope pag. Vladimiro-Alexandrovsk, in summo monte, 11 VII 1913, N 603, A. Bulavkina» (LE). — «Южно-Уссурийский край, бассейн р. Сучан, Золотая гора близ сел. Владимиро-Александровск, на вершине горы (небольшое пятно), 11 VII 1913, N 603, А. Булавкина» (LE).

Affinitas (родство). Specie *B. inermis* (Leyss.) Lindm. proxima, sed spicularum rachide elongata, lemmatis angustioribus arista 2—6 mm lg. et habitu laxe caespitoso foliis interioribus multis et angustioribus differt. — Близок к *B. inermis*, но отличается удлиненной осью колосков, более узкими нижними цветковыми чешуями с остью 2—6 мм дл. и рыхлодерновинным габитусом с многочисленными и более узкими нижними листьями.

Этот очень оригинальный вид назван нами в честь известного ботаника, выдающегося агростолога Н. С. Пробатовой, изучавшей дальневосточные злаки.

## Род *AVENULA* (Dumort.) Dumort.

Мы обратили внимание на наличие существенных габитуальных отличий между образцами (а следовательно, и популяциями) *A. dahurica* (Kom.) Chmel. et Sauer из Северной Азии и более южными — типичными для этого вида. Последние имеют более широкие, но менее многочисленные листья и более крупные чешуи колосков. Географически они достаточно хорошо обособлены. Типичная *A. dahurica* обычна на юге Сибири и Дальнего Востока, откуда она проникает на север по р. Лене, а на Дальнем Востоке вполне изолированно встречается на юге Анюйского нагорья, близ устья Пенжины и в окр. пос. Эгвекинот на юге Чукотского п-ова. Она же встречается на Северном Сахалине и в бассейне р. Камчатки на Камчатке, хотя в большей части Камчатки распространена узколистная раса. Последняя обычна в восточных районах Якутии и в приохотских районах Дальнего Востока, откуда она заходит на юг до горных районов в бассейнах Зеи и Буреи. У ней наблюдается некоторая тенденция к формированию рыхлых дерновин и более густых метелок, из-за чего можно предполагать возможность ее происхождения в результате гибридизации *A. dahurica* s. str. с древним диплоидным (2n = 14) видом *A. hookeri* (Scribn.) Holub. Мы считаем, что более северная узколистная раса *A. dahurica* s. l. заслуживает ранга самостоятельного вида, который называем в честь выдающегося российского ботаника, исследователя Арктики Б. А. Юрцева. Юрцев (1964 : 102) впервые отметил отличие северных, арктических и субарктических популяций *A. dahurica* от более южных. Он же является и коллектором типа этого вида.

**Avenula jurtzevii Tzvel. sp. nov.** — Planta perennis, 40—100 cm alta, laxe caespitosa, surculos subterraneos repentes breves formans. Foliorum laminae planae, 2—5 mm lt., canescenti-vel glauco-virides. Paniculae saepe sat densae, ramis scabris. Lemmata 9—11 mm lg., arista 4 mm ab apice abeunte. — Многолетнее рыхлодерновинное растение с короткоползучими подземными побегами. Листовые пластинки плоские, 3—5 мм шир., серовато- или сизовато-зеленые. Метелки часто довольно густые, с шероховатыми веточками. Нижние цветковые чешуи 9—11 мм дл., с остью, отходящей в 4 мм от их верхушки.

Typus (тип): «Jacutia, distr. Bulun, in cursu medio fl. Charaulach, glareosae fl. Stan-Jurege prope ostium, 17 VII 1960, B. Jurtzev» — «Якутская АССР, Булунский р-н, в среднем течении р. Хараулах, галечники р. Стан-Юрэгэ близ устья, 17 VII 1960, Б. Юрцев» (LE).

Affinitas (родство). A specie proxima — *A. dahurica* (Kom.) Chmel. et Sauer — foliorum laminis angustioribus (2—5 mm lt.), habitu magis caespitosis et lemmatis minoribus (9—11, non 11—13 mm lg.) arista ca. 4 mm ab apice abeunte differt. Ab A. hookeri (Scribn.) Holub praesentia surculorum subterraneorum repentium differt. — От наиболее близкого вида — *A. dahurica* — отличается более узкими (2—5 мм шир.) пластинками листьев, более дернистым габитусом и более мелкими (9—11, а не 11—13 мм дл.) нижними цветковыми чешуями с остью, отходящей около 4 мм от верхушки. От *A. hookeri* отличается присутствием ползучих подземных побегов.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00610).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Артемов И. А., Агафонов А. В.* Что такое *Elytrigia kaachemica* (*Poaceae*)? // Turczaninowia. 2005. Т. 8. № 3. С. 13—15.

*Дубовик О. Н.* Новые материалы к изучению рода *Elytrigia* Desv. // Новости систематики высших и низших растений. 1977. Т. 1976. С. 7—28.

*Невский С. А.* Перечень злаков из триб *Lolieae*, *Nardeae*, *Lepturеae* и *Hordeae* флоры СССР // Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 1. 1936. Т. 2.

*Пешкова Г. А.* Роды *Agropyron* и *Bromopsis* // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 35—41, 58—65.

*Цвелёв Н. Н.* Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

*Цвелёв Н. Н.* О геномном критерии родов высших растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 669—676.

*Цвелёв Н. Н.* Заметки о злаках (*Poaceae*) Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 83—95.

*Цвелёв Н. Н.* Краткий конспект злаков (*Poaceae*) Восточной Европы: начало системы (трибы *Bambuseae* — *Bromeae*) // Новости систематики высших растений. 2006. Т. 38. С. 66—113.

*Юрцев Б. А.* Род *Helictotrichon* // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 100—102.

*Barkworth M. E.* Tribe *Bromeae* // Flora of North America. New York; Oxford, 2007. Vol. 24. P. 192—237.

*Carlson J. R.* Genus *Pseudoroegneria* // Flora of North America. New York; Oxford, 2007. Vol. 24. P. 279—282.

*Chen Shouliang, Zhu Guanghua.* Tribe *Triticeae* // Flora of China. Beijing; St. Louis, 2006. P. 386—444.

*Löve A.* Conspectus of the Triticeae // Feddes Repert. 1984. Bd 95. Hf 7—8. S. 425—521.

## SUMMARY

Critical notes on 6 genera of grasses of Russia are presented. New taxa are described and new combinations are published as follows: a new section in the genus *Elytrigia*; a new name and 2 new combinations for species in the *Agropyron*; 2 new sections in *Hystrix*; a new section and 2 new combinations for species in *Leymus*; a new section in *Hordeum*; a new section, 2 new species (*Bromopsis roshevitziana* and *B. probatovae*) and 6 new combinations for species in *Bromopsis*; a new species in *Avenula* (*A. jurtzevii*).

УДК 575.127.2 : 582.475 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

## © Е. В. Титов

# О РЕЗУЛЬТАТАХ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ *PINUS BUNGEANA* И *PINUS GERARDIANA* (*PINACEAE*) С *PINUS SIBIRICA*

## E. V. TITOV. ON RESULTS OF INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION BETWEEN *PINUS BUNGEANA* AND *PINUS GERARDIANA* (*PINACEAE*)

Воронежская государственная лесотехническая академия
394613 Воронеж, ул. Тимирязева, 8
Факс (4732) 53-76-51
E-mail: Vglta@vgta.vrn.ru

Поступила 28.03.2006
Окончательный вариант получен 10.09.2008

При межвидовой гибридизации *Pinus bungeana* и *Pinus gerardiana* с *Pinus sibirica* установлены неодинаковая скрещиваемость, специфика эмбриогенеза и особенности влияния биоэкологических факторов на преодоление барьеров несовместимости. Предполагается, что *Pinus bungeana* и *Pinus gerardiana* могут быть отнесены к разным видовым рядам подсекции *Gerardianae*.

Ключевые слова: систематика, *Pinus bungeana*, *Pinus gerardiana*, *Pinus sibirica*, межвидовая гибридизация, завязываемость шишек, эмбриогенез.

До настоящего времени нет единого мнения о систематике видов и внутривидовых таксонов некоторых сосен (Бобров, 1978). По существующей классификации (Деревья.., 1949), трехxвойные орехоплодовые *Pinus bungeana* Zucc. и *Pinus gerardiana* Wall. в пределах подрода *Haploxylon* относятся к одной подсекции *Gerardianae*. Вместе с тем, будучи близкими по экологии (оба вида из высокогорий), морфологии и по составу флавоноидов ( Подгорный, 1977), они различаются по размерам, форме, строению шишек и семян, по размещению генеративных органов в кроне, по характеру семеношения, энергии роста, смоловыделению.

У *Pinus bungeana*, шишки яйцевидные, средние и мелкие, 4—7 см дл. и 3—5 см шир., зеленовато-коричневые, на коротких черешках, раскрывающиеся при созревании орешков. Семенные чешуи вогнутые, средней толщины. Апофиз (окончание семенных чешуй) плоский, широкий, с маленьким шипом посередине. Семена мелкие, 0.7—1 см дл., 0.5—0.6 см шир., продолговато-яйцевидные, широкоовальные, с очень коротким крылом и острой вершинкой, темно-коричневые, с толстой скорлупой. В шишке содержится 40—70 семян. Масса 1000 шт. составляет 180—220 г.

Макростробилы находятся в верхней и средней частях кроны, микростробилы — во всех ярусах. В плодоносящей части дерева на ветвях первого и второго порядков в большинстве случаев (64 %) одновременно образуются генеративные органы разного пола: на центральном побеге — макростробилы, на боковых побегах мутовки — микростробилы. Число побегов, несущих только женские или только мужские органы, — не более 19 % (Титов, 1987). Это обеспечивает высокую пыльцевую продуктивность и способствует самоопылению.

Семеношение раннее (с 10—12 лет), ежегодное и обильное. Рост медленный.

У *Pinus gerardiana* шишки широкояйцевидные, очень крупные, 10—20 см дл. и 7—11 см шир., коричневые, смолистые, долго не раскрывающиеся, сидячие, свешивающиеся. Они почти в 3—4 раза по объему крупнее шишек сосны Бунге (рис. 1). Семенные чешуи желобовидные, толстые. Апофиз бугорчатый, очень высокий, почти треугольный. Семена крупные, 2—2.8 см дл., 0.8—0.8 см шир., округлопродолговатые, к вершинке, острой, как и у сосны Бунге, сплюснутые. Светло-коричневые, с очень тонкой, бумажной скорлупой. В шишке содержится 60—100 семян, масса 1000 шт. которых составляет 275—300 (470) г.

Макростробилы образуются в верхней и средней частях кроны на ветвях первого и второго порядков. Микростробилы располагаются преимущественно в средней ее части, на ветвях второго и низших порядков ветвления. В отличие от сосны Бунге преобладают побеги, несущие только женские или только мужские органы.

Обильные урожаи появляются через 2—3 года. Деревья отличаются быстрым ростом. Древесина очень смолистая, выделяет белую смолу.

Одним из надежных методов изучения филогенеза является межвидовая гибридизация. Она позволяет установить степень генетических различий между видами на разных этапах развития и взаимодействия половых структур и широко используется для уточнения систематического положения видов сосен в подро-

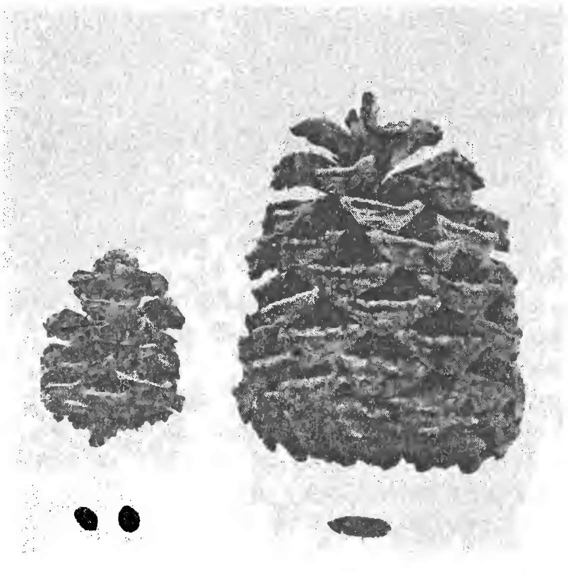


Рис. 1. Шишки и семена *Pinus bungeana* (*1*) и *Pinus gerardiana* (*2*).

де Diploxylon (Райт, 1978). Систематика орехоплодовых сосен с использованием данного метода мало изучена. Это и явилось целью настоящего исследования в отношении сосен Бунге и Жерарда.

## Материалы и методика

Степень систематического родства между *Pinus bungeana* и *Pinus gerardiana* уточняли в межсекционных комбинациях скрещивания этих видов с *Pinus sibirica*.

Сильное влияние на скрещиваемость видов оказывают систематическое положение, индивидуальные особенности родительских особей, район проведения гибридизации, состояние макростробилов при опылении, приемы преодоления нескрещиваемости, факторы внешней среды и другие. Для получения объективных результатов при скрещивании различных видов орехоплодовых сосен все биоэкологические факторы должны быть одинаковы.

Гибридизацию проводили в 1977—1982 гг. в естественных 80—100-летних кедровниках черневого (400 м над ур. м.) и субальпийского (1650 м) поясов Северо-Восточного Алтая, на одних и тех же материнских деревьях. Чистота контролируемого опыления обеспечивалась изоляцией плотно закрытых почечными чешуями макростробилов в фазе «стоячая почка» пергаментными пакетами размером 40 × 24 см (рис. 2), быстрым введением пыльцы и растворов с помощью иглы-распылителя при безветреной погоде в утреннее время и снятием изоляторов после полного прекращения пыления деревьев в насаждении, когда семенные чешуи у опыленных макростробилов сомкнулись.

Опыляли свежесобранной пыльцой, заготовленной с единично произрастающих 125-летнего дерева *Pinus bungeana* в Массандровском парке (Крым) и со 130-летнего дерева *Pinus gerardiana* в Никитском ботаническом саду. Жизнеспособность ее в разные годы составляла у сосны Бунге 72—80 %, у сосны Жерарда — 53—60 %. Достаточной, нивелирующей скрещиваемость оплодотворяющей спо-

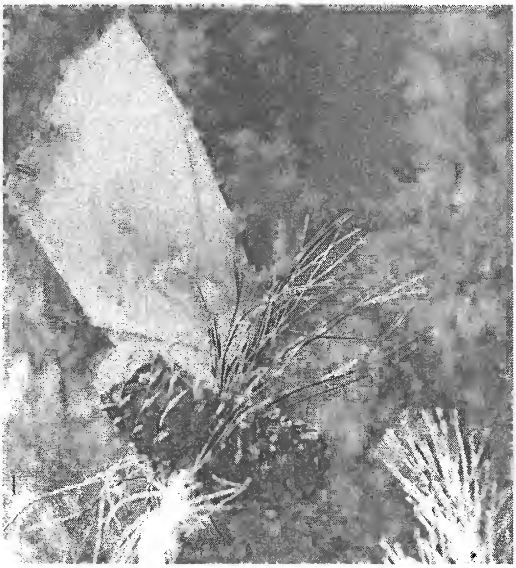


Рис. 2. Изоляция макростробилов кедра сибирского пергаментными изоляторами.

собностью обладает пыльца жизнеспособностью более 30 %. Родительские особи обоих видов генетически неоднородны, так как в естественных условиях из-за фенологической изоляции межвидовой гибридизации межвидовой гибридизации между ними не происходит.

Наряду с обычным опылением для преодоления несовместимости использовали физиологические методы. Учитывая изменение избирательной способности к оплодотворению с возрастом, ее снижение у стареющих макростробилов, последние опыляли при нахождении их в различном физиологическом состоянии — от начальной до последней стадии рецептивной фазы. В качестве физиологически активных веществ использовали растворы борной кислоты и гиббереллина 0.001- и 0.0001%-й концентрации. Их готовили накануне опыления и наносили при помощи распылителя.

В каждой межвидовой комбинации опыляли по 15—20 макростробилов, находящихся в 10—15 изоляторах.

Для защиты гибридных шишек от повреждения птицами и грызунами применяли изоляторы из мелкоячеистой металлической сетки. Защиту устанавливали летом следующего года за 1.5—2 мес до полного созревания шишек.

Качество каждого гибридного семени определяли по внешним признакам и уточняли, взвешивая на специальных весах и сравнивая с массой полнозернистого семени от свободного опыления. Жизнеспособность устанавливали путем окрашивания зародышей индигокармином у небольшого количества семян.

## Результаты и обсуждение

Предварительным показателем систематических различий при межвидовой гибридизации сосен может служить завязываемость шишек. Она отражает характер взаимодействия мужского и женского гаметофитов на втором этапе их развития, через год после опыления, когда активизируется рост пыльцевых трубок и происходит оплодотворение семязачатков. Этот показатель тем выше, чем ближе родственные отношения между скрещиваемыми видами. В комбинациях обеих орехоплодовых сосен с *Pinus sibirica* в различных высотных поясах в разные годы средняя завязываемость шишек была примерно одинакова (76—86 %).

При межвидовой гибридизации данный показатель зависит от многих биоэкологических факторов, с учетом которых возможно выявить специфику скрещиваемости отдельных видов сосен.

Значительное влияние на завязываемость шишек оказывает физиологическое состояние макростробилов в период опыления. Его действие усиливается по мере систематической удаленности взаимодействующих видов: от слабого — при близкородственных комбинациях до сильного — при межсекционных. Так, при скрещивании изучаемых сосен больше шишек завязалось при опылении физиологически молодых и физиологически старых макростробилов, нежели нормальных. Это связано с пониженной избирательной способностью физиологически ослабленных женских генеративных органов *Pinus sibirica* к чужеродной пыльце в начальных («молодые») и последних («старых») стадиях рецептивной фазы по сравнению с оптимальным их состоянием («нормальные»). При этом избирательность *Pinus sibirica* к пыльце *P. bungeana* была слабее, нежели к пыльце *P. gerardiana*, особенно при опылении ее физиологически старых макростробилов. В комбинациях с первым видом в разные годы в одноименных фазах опыления завязывалось на 15—20 % шишек больше (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Завязываемость шишек при гибридизации *Pinus bungeana* и *P. gerardiana* с *P. sibirica* (доля от числа опыленных, %)

| Опылитель | Высотный пояс | | Физиологическое состояние макростробилов при опылении | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | черневой | субальпийский | молодые | нормальные | старые |
| *Pinus bungeana* | 86 | 85 | 90 | 68 | 97 |
| *P. gerardiana* | 76 | 76 | 72 | 58 | 82 |

Видовая специфика завязываемости шишек сильнее проявляется при опылении физиологически ослабленных макростробилов в годы пониженного формирования генеративных органов. В это время при общем ослаблении углеводного обмена в побегах материнских деревьев, в тканях семязачатков *Pinus sibirica* заметнее особенности роста пыльцевых трубок чужеродных опылителей. В комбинациях с *P. bungeana* при опылении молодых макростробилов завязывалось на 60 % шишек больше, чем с *P. gerardiana*. В годы с высоким формированием генеративных органов, когда максимально активизируются все физиолого-биохимические процессы в организме, различия сглаживаются. В испытываемых вариантах скрещивания они не превышают 20 %.

Видовая специфика завязываемости шишек значительно сильнее проявляется при скрещивании *P. bungeana* и *P. gerardiana* с одинаковыми генотипами *Pinus sibirica*. В комбинациях с различными генотипами она нивелируется индивидуальными особенностями материнских деревьев, их видоспецифической избирательностью и совместимостью. Высокий полиморфизм особей по данному свойству установлен в высокогорье Северо-Восточного Алтая, что связывается с наличием в экстремальных условиях существования вида генотипов с различными системами размножения. Здесь межвидовые различия между изучаемыми орехоплодовыми соснами наиболее четко заметны при гибридизации в годы пониженного формирования генеративных органов. На одних и тех же материнских деревьях *P. sibirica* в комбинациях с *P. bungeana* завязывается в 1.8—2 раза шишек больше, чем с *P. gerardiana* (100—85 против 58—42 %). В годы повышенного формирования генеративных органов различия на этих кедрах редко превышают 25 %.

В изучаемых комбинациях скрещивания образуются преимущественно пустые семена. При опылении макростробилов в одних и тех же стадиях рецептивной фазы пыльцой обоих видов сосен их содержание в шишках примерно одинаково. В начальной стадии завязывается 14—17 %, в оптимальной — 80— 89, в последней 32—40 % общего числа имеющихся семязачатков, т. е. количество пустых семян в шишке не является надежным показателем систематических различий между *Pinus bungeana* и *Pinus gerardiana*.

Причину образования пустых семян и особенности эмбриогенеза в комбинациях *Pinus bungeana* и *P. gerardiana* с *P. sibirica* установила И. И. Хазова (1988). Формирование шишек с семенами без зародыша связано с замедлением темпов роста пыльцевых трубок и нарушениями в ходе гаметогенеза на втором этапе функционирования мужского гаметофита.

В зависимости от вида-опылителя ею выявлена специфика проявления структурных барьеров несовместимости, нарушающих нормальный ход эмбриологических процессов на разных этапах взаимодействия половых структур. С *Pinus gerardiana* цитоэмбриологический барьер возникает на начальных этапах функционирования мужского гаметофита в тканях семязачатков *P. sibirica* в результате ингибирования процесса прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок. В комбинациях с *P. bungeana* на ранних этапах взаимодействия половых структур во многих случаях пыльцевые зерна активно прорастают, и женский гаметофит развивается без особых аномалий. Лишь на стадии образования клеточного эндосперма начинается его дегенерация. Очень быстрое разрушение женского гаметофита и ингибирование процессов развития мужских структур на данном этапе приводит к отмиранию семязачатков в начале второго вегетационного сезона и является основной причиной нескрещиваемости данного вида с *P. sibirica*.

Однако в отдельных случаях половые структуры в комбинациях с обоими видами развиваются без заметных отклонений от нормы, что свидетельствует о возможности преодоления барьера несовместимости с *P. sibirica* при наличии определенных биоэкологических факторов.

Существенное влияние на степень проявления этого барьера оказывает район проведения гибридизации — местонахождение материнских деревьев на высотном профиле. При скрещивании *Pinus sibirica* с *P. gerardiana* в низкогорном черневом поясе лишь в отдельных семязачатках наблюдалось прорастание единичных пыльцевых зерен, и рост их был замедленным по сравнению с контролем. В этой же комбинации, но проведенной в субальпийском высокогорье, процесс прорастания пыльцы заметно активизируется, скорость роста пыльцевых трубок соответствует контролю, а женский гаметофит нормально функционирует вплоть до стадии оплодотворения.

При использовании физиологически активных веществ выявлены некоторые особенности в скрещиваемости *P. bungeana* и *P. gerardiana* с *P. sibirica*. В вариантах с обоими видами три стимулятора роста действуют одинаково. По сравнению с обычным опылением воздействие на макростробилы 0.001%-й борной кислотой не изменяет завязываемости шишек, применение 0.001%-й гиббереллиновой и 0.0001%-й борной кислоты снижает ее на 20—30 %. Специфически действует раствор 0.0001%-й гиббереллиновой кислоты: в комбинациях с *P. bungeana* завязываемость шишек сохраняется высокой, а с *P. gerardiana* снижается почти вдвое.

Более заметно проявляются межвидовые различия у этих сосен при действии растворов на отдельные генотипы *P. sibirica*. На одних и тех же материнских деревьях при использовании трех стимуляторов роста завязываемость шишек в комбинациях с *P. gerardiana* значительно ниже, чем с *P. bungeana*. Наибольшее снижение (в 2—3.5 раза) отмечается при опрыскивании макростробилов 0.0001%-м гиббереллином (табл. 2). Во всех случаях формируются шишки с пустыми семенами.

Показателем систематических различий между *Pinus bungeana* и *P. gerardiana* явилась неодинаковая способность к преодолению их нескрещиваемости с *P. sibirica* при действии очень эффективного фактора — высокой температуры воздуха.

ТАБЛИЦА 2

Завязываемость шишек у *Pinus sibirica* при использовании стимуляторов роста (доля от числа опыленных, %)

| Опылитель | Средняя | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | обычная пыльца | с борной кислотой, % | | с гиббереллиновой кислотой, % | |
| | | 0.001 | 0.0001 | 0.001 | 0.0001 |
| *P. bungeana* | 91 | 100 | 70 | 60 | 85 |
| *P. gerardiana* | 84 | 175 | 58 | 67 | 44 |

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

| Опылитель | На отдельных деревьях | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | обычная пыльца | с борной кислотой, % | | с гиббереллиновой кислотой, % | |
| | | 0.001 | 0.0001 | 0.001 | 0.0001 |
| *P. bungeana* | 80—100 | 100 | 50—100 | 50—70 | 70—100 |
| *P. gerardiana* | 75—100 | 60—100 | 40—70 | 65—75 | 20—100 |

При продолжительном ее влиянии ослабляется физиологическое состояние макростробилов, ускоряются биохимические процессы и рост пыльцевых трубок, значительно возрастает изменчивость в спаривании и разъединении хромосом, ослабляется реакция несовместимости. Наиболее эффективно она воздействует на физиологические процессы в высокогорье, где кедр сибирский приспособлен к пониженному температурному режиму, при котором снижение фотосинтеза, усиление дыхания, сокращение потока питательных веществ при достаточном количестве $CO_2$ и высокой интенсивности света в верхнем ярусе кроны быстрее происходят при более низкой, чем в умеренной зоне, температуре до 25 °С (Крамер, Козловский, 1983).

В субальпийском поясе Северо-Восточного Алтая при длительном (64 ч) влиянии высокой и очень высокой (25—35 °С) температуры на изолированные макростробилы *P. sibirica* при скрещивании с *P. bungeana* впервые были получены жизнеспособные семена. При гибридизации *P. sibirica* с *P. gerardiana* сформировались полнозернистые семена с хорошо развитым эндоспермом, но без зародыша. Аномальная температура воздуха лишь стимулировала его развитие, но барьер несовместимости не был полностью преодолен.

Таким образом, неодинаковая завязываемость шишек в одинаковых комбинациях скрещивания *Pinus bungeana* и *P. gerardiana* с *P. sibirica*, специфика эмбриогенеза орехоплодовых сосен, нарушающая нормальное развитие различных половых структур на разных этапах взаимодействия, особенности влияния биоэкологических факторов на возможность преодоления барьеров несовместимости свидетельствуют об отсутствии между ними тесного генетического родства. Очевидно, *P. bungeana* и *P. gerardiana* могут быть отнесены к разным видовым рядам подсекции *Gerardianae*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

*Деревья* и кустарники СССР / Под ред. С. Я. Соколова, Б. К. Шишкина. М.; Л., 1949. Т. 1. 464 с.

*Крамер П. Д., Козловский Т. Т.* Физиология древесных растений. М., 1983. 346 с.

*Подгорный Ю. К.* Аннотированный каталог сосен арборетума Никитского ботанического сада. Ялта, 1977. 48 с.

*Райт Дж. В.* Введение в лесную генетику. М., 1978. 470 с.

*Титов Е. В.* О межвидовой гибридизации сосны Бунге // Бюл. Главн. бот. сада. 1987. Вып. 144. С. 40—44.

*Хазова И. И.* Цитоэмбриологические барьеры несовместимости при межвидовой гибридизации сосен // Гибридизация лесных древесных пород. Воронеж, 1988. С. 93—101.

## SUMMARY

As a result of interspecific hybridization between *Pinus bungeana* and *Pinus gerardiana*, it is established that no close genetic relationship exists between these species. These pine species may be included in different series of the subsection *Gerardianae*.

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (470.21)

© А. В. Мелехин

## НОВЫЕ ДЛЯ РОССИИ И МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ ЛИШАЙНИКИ ИЗ ЛАПЛАНДСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

## A. V. MELEKHIN. LICHENS FROM LAPLAND NATURE RESERVE NEW TO RUSSIA AND MURMANSK REGION

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН
184209 Мурманская обл., г. Апатиты, ул. Ферсмана, 18 А
Тел.: 8(81531)52742
E-mail: melihen@yandex.ru

Послупила 21.12.2007
Окончательный вариант получен 07.08.2008

Приводятся 3 новых для России вида лишайников — *Absconditella annexa, A. trivialis*, *Ainoa mooreana*, а также 4 новых для Мурманской обл. — *Absconditella sphagnorum*, *Catillaria chalybea*, *Psilolechia clavulifera*, *Gyalidea fritzei*.

Описаны экология и распространение этих видов. Для новых в России видов даются отличительные признаки.

Ключевые слова: лишайники, Россия, Мурманская обл.

В процессе инвентаризации лихенофлоры Лапландского государственного природного биосферного заповедника обнаружены новые для России и Мурманской обл. виды. Ниже приведены описания их распространения, экологии; указывается дата сбора, места хранения и для образцов, хранящихся в гербарии Полярно-альпийского ботанического сад-института (ПАБСИ) КНЦ РАН (KPABG), гербарный номер (в скобках). Номенклатура приводится по Santesson et al. (2004). Основная часть камеральной обработки образцов проводилась в ПАБСИ. Дубликаты образцов переданы в гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

*Absconditella annexa* (Arnold) Vězda — Мончегорский р-н, хр. Чуна-тундра, склон западной экспозиции горы Намлагчорр. 67°52′05″ с. ш., 32°25′56″ в. д., 728 м над ур. м. Каменистая мохово-лишайниковая горная тундра с можжевельниками, берег ручья, на мхах и растительных остатках на валуне в 0.5 м от уреза воды. 01 VII 2006. KPABG (34). Кольский р-н, северо-западная окраина горного массива Сальные тундры, склон северо-западной экспозиции горы Пусозеро. 68°12′ с. ш., 31°12′ в. д., 320 м над ур. м. Кустарничковая мохово-лишайниковая горная тундра на скальных обнажениях, на мхах и растительных остатках. 09 VIII 2006. LE. Кольский р-н, горный массив Сальные тундры, отрог г. Элгорас. 68°08′06″ с. ш., 31°33′33″ в. д., 710 м над ур. м. Останцы на вершинном гребне, каменистая горная тундра, на мхах и растительных остатках. 05 VIII 2007. KPABG (1328). Новый вид для России.

Общее распространение: Европа.

Описание *Absconditella annexa* приводится в 3-м выпуске «Определителя лишайников СССР» (1975).

*A. sphagnorum* Vězda et Poelt. — Кольский р-н, у северо-западных подножий горного массива Сальные тундры, подножие горы Пусозеро. 68°13′17″ с. ш., 31°06′38″ в. д., 118 м над ур. м. Берег оз. Пусозеро, осоково-сфагновое болото с сосной, на сырых сфагновых мхах. 10 VIII 2006. KPABG (1329), LE. Новый для Мурманской обл.

В России найден в Республике Карелия (Альструп и др., 2005), Марий Эл (Богданов, Урбанавичюс, 2007). Общее распространение: Европа, Северная Америка.

От других известных в России видов рода отличается 2-клеточными спорами, сильно вогнутыми апотециями с чисто-белым краем. Предпочитает сырые моховые куртины на сфагновых болотах. В Мурманской обл. собран в очень сыром месте, в мочажине.

*A. trivialis* (Willey ex Tuck.) Vězda. — Кольский р-н, у северо-западных подножий горного массива Сальные тундры, берег оз. Пусозеро. 68°12′59″ с. ш., 31°06′33″ в. д., 130 м над ур. м. Территория кордона «Пусозеро», ельник чернично-зеленомошный с сосной и березой, обочина редко используемой грунтовой дороги, на супесчаной почве среди мхов. 06 VIII 2006. KPABG (1309), LE. Новый для России.

Общее распространение: Европа, Северная Америка.

В наших сборах *A. trivialis* имеет невыраженный таллом, вогнутые сидячие или погруженные в субстрат апотеции со светло-желтоватым диском и более светлым краем, 0.1—0.25 мм в диам. Гимений 80—90 мкм выс., бесцветный. Гипотеций бесцветный, на толстом срезе слегка бежевый, 30—35 мкм выс. Эксципул бесцветный, около 30 мкм толщ. Споры бесцветные, 4-клеточные, продолговато-эллипсоидные, 18—22 × 5—5.5 мкм.

От *A. annexa* отличается экологией и более короткими спорами (в 2 раза). От близкой *A. lignicola* Vězda et Pisut отличается более северным распространением, субстратной приуроченностью (растет на почве в отличие от *A. lignicola,* который встречается на древесине). У последнего более короткие и относительно широкие споры (10—13 × 5.5 мкм), низкий гимений (около 65 мкм) и гипотеций (около 20 мкм).

*Ainoa mooreana* (Carroll) Lumbsch et I. Schmitt. — Кольский р-н, горный массив Сальные тундры. 68°05′52″с. ш., 31°30′08″в. д., 430 м над ур. м. Склон морены цирка, западнее горы Элгорас (долина верховий р. Вува), край обрыва берега временного ручья, кустарничковая горная тундра, на границе с березовым криволесьем, на гальке. 08 VIII 2007. KPABG (1337), LE. Новый вид для России.

Общее распространение: Европа, Азия, Индонезия, Северная и Южная Америка, Австралия. Описание вида (под названием *Trapelia mooreana* (Carroll) P. James) дается в 8-м выпуске «Определителя лишайников России» (2003).

*Catillaria chalybea* (Borrer) A. Massal. — Кольский р-н, у северо-западных подножий горного массива Сальные тундры, устьевая часть притока р. Конья в окрестностях кордона «Пусозеро». 68°12′20″ с. ш., 31°07′01″ в. д., 150 м над ур. м. На глыбе в русле ручья. 02 VIII 2006. KPABG (1184). Новый для Мурманской обл.

В России известен из Ленинградской обл., с Полярного Урала, Северной Земли, из Прибайкалья, Магаданской обл. (Определитель.., 2003). Общее распространение: Европа, Азия, Африка, Северная и Южная Америка, Австралия.

*Gyalidea fritzei* (Stein) Vězda. — Мончегорский р-н, хр. Нявка-тундра, в верховьях р. Сылпуай (между горами Пырычпахк и Куппуайв). 67°53′54″ с. ш., 32°06′29″ в. д., 330 м над ур. м. Ивняк на берегу р. Сылпуай, среди ельника чернично-зеленомошного, на редко затопляемой каменной глыбе. 19 VI 2007. KPABG (1415), LE. Новый для Мурманской обл.

Общее распространение: Европа.

Поскольку в отечественной литературе описание вида отсутствует, приводим его по изученному нами образцу.

Таллом тонкий, сплошной, грязно-зеленый, заполняет углубления поверхности камня. Из таллома выступают апотеции диаметром 0.2—0.25 мм, с толстым (около 0.1 мм толщ.), выступающим, черно-коричневым краем и вогнутым, желтоватым диском. Эксципул снаружи темно-коричневый, внутри почти бесцветный. Парафизы свободные. Гимений и гипотеций бесцветные. Споры по 8 в сумке, бесцветные, муральные, с характерным заострением с одного конца, 20 × × 10 мкм.

От близкого вида *Gyalidea roseola* (Arnold) Lettau отличается цветом апотециев (у последнего диск телесно-розовый, край одноцветный с диском или со светлым красно-коричневым оттенком (по Wirth, 1995)).

*Psilolechia clavulifera* (Nyl.) Coppins. — Кольский р-н, северо-западная окраина горного массива Сальные тундры, нижняя часть западного склона горы Пусозеро. 68°13′15″ с. ш., 31°08′36″ в. д., 170 м над ур. м. Ельник кустарничково-травяно- моховый, на гнилой коре и древесине корня выворота ели в 0.5—1 м от земли. 19 VIII 2006. KPABG (1188), LE. Новый для Мурманской обл.

В России известен из Псковской обл. (Определитель.., 1998), Республики Коми (Пыстина, 2003). Ранее автором найден в Пермском крае: Юрлинский р-н. Пихтово-еловый лес. 21 VIII 2003. Хранится в гербарии Пермского государственного педагогического университета. Общее распространение: Европа, Северная Америка, Австралия.

## Благодарности

Автор выражает благодарность сотрудникам Лапландского заповедника, сотрудникам Лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН. Особую благодарность выражаю Г. П. Урбанавичюсу за помощь в определении, проверку правильности идентификации образцов и за данные по общему распространению перечисленных видов лишайников.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Альструп В., Заварзин А. А., Коцоуркова Я.* и др. Лишайники и лихенофильные грибы, обнаруженные в Северном Приладожье (Республика Карелия) в ходе полевой экскурсии в августе 2004 г., предшествующей пятому конгрессу Международной лихенологической ассоциации: предварительный отчет // Биогеография Карелии; Тр. КНЦ РАН. Вып. 7. Петрозаводск, 2005. С. 3—16.

*Богданов Г. А., Урбанавичюс Г. П.* Лишайники / Красная книга Республики Марий Эл. Грибы, лишайники, мхи. Йошкар-Ола, 2007. С. 21—72.

*Определитель* лишайников СССР. Вып. 3. Л., 1975. 275 с.

*Определитель* лишайников России. Вып. 7. СПб., 1998. 167 с.

*Определитель* лишайников России. Вып. 8. СПб., 2003. 277 с.

*Пыстина Т. Н.* Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока (подзоны южной и средней тайги). Екатеринбург, 2003. 239 с.

*Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O.* Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

*Wirth V.* Die Flechten Baden-Wurttembergs. Stuttgart, 1995. Teil 1. 527 p.

SUMMARY

3 lichen species new to Russia (*Absconditella annexa*, *A. trivialis* and *Ainoa mooreana*), and 3 species new to Murmansk Region (*Absconditella sphagnorum*, *Catillaria chalybea* and *Psilolechia clavulifera*) are reported from Lapland Reserve.

---

УДК 582.34 (571.1) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

© Т. К. Юрковская,[1] А. И. Максимов[2]

# *SPHAGNUM SUBFULVUM* (*SPHAGNACEAE*, *BRYOPHYTA*) В ЦЕНТРЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

## T. K. YURKOVSKAYA, A. I. MAKSIMOV. *SPHAGNUM SUBFULVUM* (*SPHAGNACEAE*, *BRYOPHYTA*) IN THE CENTRE OF WEST SIBERIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: yurkovskaya@hotmail.ru
[2] Институт биологии КНЦ РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (814-2) 76-98-10
E-mail: maksimov_tolya@mail.ru
Поступила 03.04.2008
Окончательный вариант получен 07.07.2008

Сообщается о первой находке *Sphagnum subfulvum* в Западной Сибири. Проанализировано его распространение в России. Отмечается, что *S. subfulvum* является одним из индикаторных видов аапа болот.

Ключевые слова: *Sphagnum subfulvum*, мхи, болота, распространение, Россия.

С тех пор как H. Sjörs (1944) впервые описал *Sphagnum subfulvum*,[1] прошло уже более полстолетия, но ареал его в России до сих пор окончательно не установлен, и появляются все новые данные о находках этого вида. Анализируя распространение вида, H. Sjörs (1944) высказал предположение о его циркумполярном ареале. Современные исследования подтверждают это предположение (Maksimov, 1998). В России *Sphagnum subfulvum* обнаруживает преимущественно западное распространение: Кольский п-ов (Шляков, Константинова, 1982; Кузьмина, 1987), Карелия (Юрковская, 1963, 1967; Максимов, 1982, 1988), Архангельская обл. (Волкова, Юрковская, 1987; Maksimov, 1998; Максимов, Максимова, 2005), Коми-Пермяцкий автономный округ (Maksimov, 1998). Известно несколько местонахождений вида на Дальнем Востоке, на Чукотке (Афонина, 2004) и в Амурской обл. (Савич-Любицкая, 1952) (рис. 1). В Западной и Восточной Сибири вид до последнего времени не указывался.

Несмотря на то что этот вид хорошо отличается по своей морфологии и экологии от других видов секции *Acutifolia* (некоторые сложности имеются только в разделении *Sphagnum subfulvum* и *S. subnitens* Russow et Warnst.), при массовых сборах, а они осуществляются обычно геоботаниками и другими специалистами, работающими на болотах, он очень часто пропускается. Тот, кто ни разу не определял этот вид, не обращая внимания на его местообитания и экологию, принимает его за *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr.! Дело в том, что во влажном состоянии

---

[1] Номенклатура сфагновых мхов приводится по M. S. Ignatov et al. (2006), сосудистых растений — по С. К. Черепанову (1995).

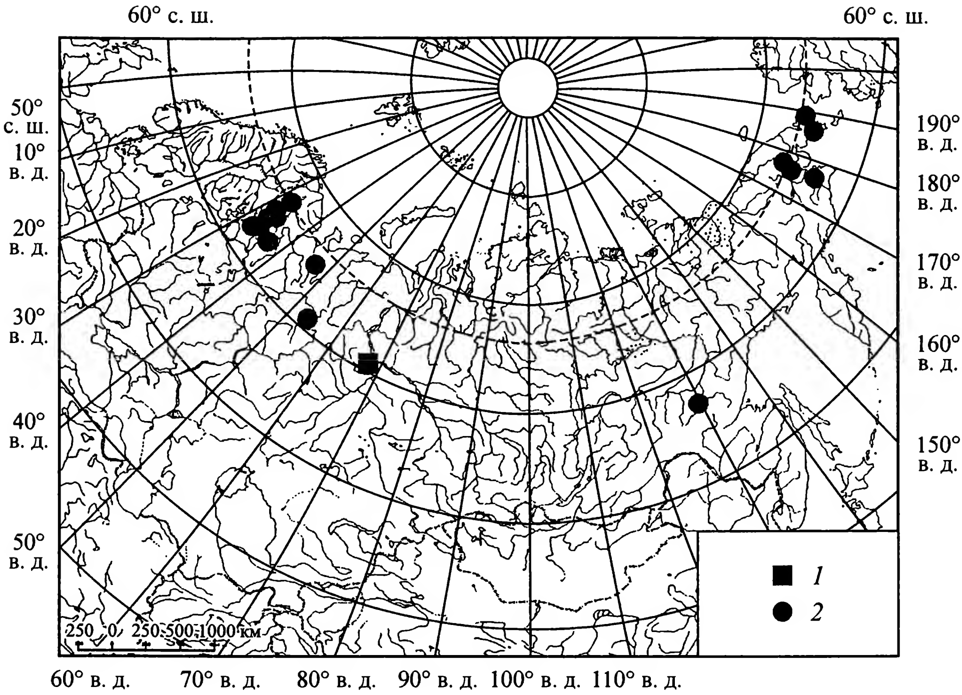


Рис. 1. Местонахождения *Sphagnum subfulvum* в России.
*1* — пункт сбора в Западной Сибири, *2* — ранее известные местонахождения.

он такой же бурый, и только чуть подсохнув, приобретает фиолетовый оттенок и блеск. *Sphagnum subfulvum* никогда не встречается в олиготрофных и тем более омбротрофных местообитаниях (Максимов, 1982; Елина и др., 1984; Maksimov, 1998).

Между тем авторы убеждены, что распространение *Sphagnum subfulvum* тесно связано с аапа-болотами (Юрковская, 1963, 1967; Максимов, 1982; Волкова, Юрковская, 1987; Maksimov, 1998). Он является одним из индикаторов этого типа болот наряду с некоторыми сосудистыми растениями, например *Juncus stygius* L. Именно на болотах этого типа следует искать этот вид. Но сложность в том, что лишь немногие российские исследователи различают эти болота из большой и разнообразной группы низинных и переходных болот. Термин «аапа» финского происхождения и не имеет адекватного перевода на русский язык. Мы предлагали относить болотные массивы с подобной структурой и растительным покровом к классу травяно-сфагново-гипновых, который на территории России представлен несколькими типами. Основная особенность их — обязательное наличие гетеротрофных грядово-мочажинных комплексов. В англоязычной литературе, на наш взгляд, наиболее соответствует понятию аапа термин «ribbed fen» (Davis, Anderson, 2001). Однако в России, как и в других странах, при выделении типов болотных массивов и их классификации используются разные подходы. Помимо ботанических (геоботанических) подходов к классификации, используются агрохимические, геоморфологические, так называемые «ландшафтные» и другие. Кроме того, до сих пор используются местные региональные названия, возникшие еще на ранних этапах развития болотоведения, когда классификации еще не были разработаны и использовали термины, сложившиеся в народной практике.

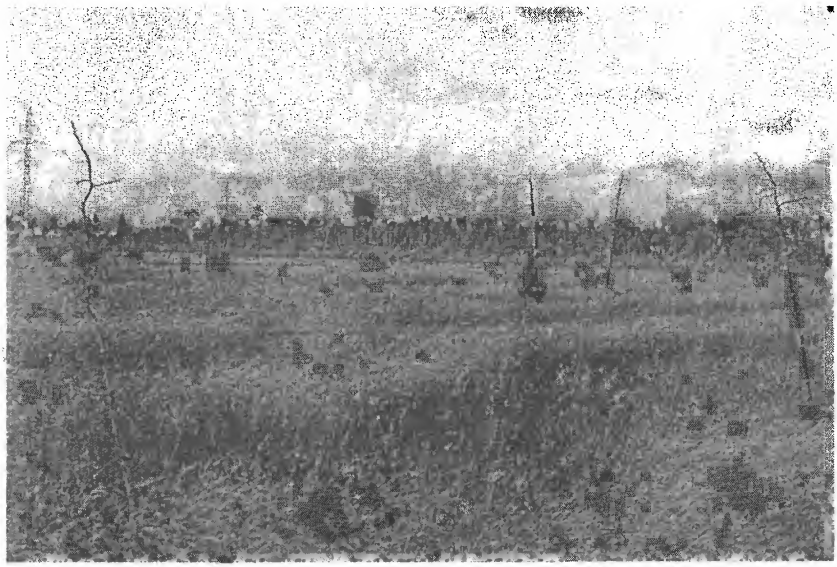


Рис. 2. Грядово-мочажинный аапа-комплекс в месте, где был собран *Sphagnum subfulvum*.

*Sphagnum subfulvum* был собран во время экскурсии в природный парк «Кондинские озера» (Западная Сибирь, Ханты-Мансийский автономный округ) (62°27′ N, 66°02′ E), расположенный примерно в 21 км на восток от г. Советский, одним из авторов, Т. К. Юрковский (рис. 1). Ближайшее местонахождение находится свыше 500 км на запад в Коми-Пермяцком округе, а расстояние до ближайшей точки на востоке — 3500 км. Парк находится в подзоне средней тайги, на левом берегу р. Конда. На его территории преобладают болота и сосновые леса. Вид был обнаружен в самом типичном своем местообитании в грядово-мочажинном комплексе аапа болота Полосатое по краю гряды с доминированием *Sphagnum papillosum* Lindb. и *Carex lasiocarpa* Ehrh. (рис. 2). В мочажинах с открытой водой доминировали *Menyanthes trifoliata* L., *Equisetum fluviatile* L. и *Eriophorum polystachion* L., в воде росли *Utricularia intermedia* Hayne и редкий вид *U. ochroleuca* R. Hartm. (Лапшина, 2007). Нигде ранее в таком обилии не приходилось встречать и *Juncus stygius*. На аапа-болотах Европейской России (в Карелии, Архангельской обл. и Республике Коми) *Juncus stygius* постоянно встречается, но всегда единичными стебельками. Экскурсия сопровождалась путеводителем с подробным текстом, хорошо подобранными фотографиями, а главное с копией космического снимка парка и прилегающей к нему территории и указанием всех маршрутов (Лапшина, 2007). Первый же наметанный взгляд на этот снимок показал, что на этой территории преобладают болота аапа-типа и значительно уступают им по площади верховые. Все они очень сложны, так как находятся на разных стадиях развития и в составе разнообразных, порой совсем слитных болотных систем, включающих приозерные сфагновые сплавины, участки ключевых болот, довольно гомогенные сфагновые мезотрофные, а также лесные болота (типичные согры со смешанным древостоем и заливаемые березовые осоково-сфагновые). Аапа-болота также представлены различными стадиями с хорошо классически расходящимися веером грядово-мочажинными комплексами (болото Крылатское) либо полосами таких комплексов, чередующихся с олиготрофными участками (болото Полосатое). Иногда это просто тяжи проточных топей, лишь на отдельных участках массива выделяется темная полоса типичной для аапа грядово-мочажинной топи (болото Южное). Честь и хвала составителям путеводителя, сумевшим в этой сложной мозаике выделить контурами на картосхеме отдельные болотные массивы. Все они, как написано в путеводителе, находятся в сточных или проточных котловинах. Но термин аапа в путеводителе отсутствует, а сами типичные для аапа-болот грядово-мочажинные комплексы называют «веретьевым комплексом», таков могучий и разнообразный русский язык. Можно предположить, что *Sphagnum subfulvum* произрастает на других аапа болотах природного парка: Крылатское и Южное.

В заключение отметим, что *Sphagnum subfulvum* обнаружен в Сибири впервые. Эта находка еще раз подтверждает предположение H. Sjörs (1944) о циркумполярном ареале вида. Он является индикатором болот аапа типа не только в европейской части России, но и в Сибири.

## Благодарности

Т. К. Юрковская чрезвычайно благодарна Е. Д. Лапшиной (Югорский университет), которая настоятельно рекомендовала ей участвовать в этой экскурсии и нашла спонсоров для осуществления поездки.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Афонина О. М.* Конспект флоры мхов Чукотки. СПб., 2004. 260 с.

*Волкова Л. А., Юрковская Т. К.* *Sphagnum subfulvum* (*Sphagnaceae*) на аапа-болотах онежско-печорского типа // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 3. С. 316—318.

*Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

*Кузьмина Е. О.* О распространении сфагновых мхов на болотах лесной зоны Мурманской области // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1365—1369.

*Лапшина Е. Д.* Болота природного парка «Кондинские озера». Второй Международный полевой симпозиум «Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее». 24 августа—2 сентября 2007 г. г. Ханты-Мансийск. Ханты-Мансийск, 2007. С. 3—27.

*Максимов А. И.* Новые сведения об экологии и распространении *Sphagnum subfulvum* в Карельской АССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 1. С. 104—106.

*Максимов А. И.* Флора листостебельных мхов болот Карелии и ее анализ // Флористические исследования в Карелии. Петрозаводск, 1988. С. 35—62.

*Максимов А. И., Максимова Т. А.* Материалы к флоре листостебельных мхов планируемого природного парка «Кожозерский» (Архангельская область) // Биогеография Карелии. Тр. Карельского НЦ РАН. 2005. Вып. 7. С. 157—167.

*Савич-Любицкая Л. И.* Сфагновые (торфяные) мхи // Флора споровых растений СССР. Т. 1. Листостебельные мхи (1). М.; Л., 1952. С. 1—254.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

*Шляков Р. Н., Константинова Н. А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты, 1982. 226 с.

*Юрковская Т. К.* К экологии и географии *Sphagnum subfulvum* Sjörs в Карельской АССР // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 12. С. 1837—1838.

*Юрковская Т. К.* О некоторых малоизученных видах сфагновых мхов в Карелии // Природа болот и методы их исследований. Л., 1967. С. 85—89.

*Davis R. B., Anderson D. S.* Classification and distribution of freshwater peatland in Maine // Northeastern Naturalist. 2001. T. 8. N 1. P. 1—50.

*Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A.* (eds). Check-list of mosses East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1—130.

*Maksimov A.* Distribution and ecology of *Sphagnum subfulvum* in European Russia // Arctoa. 1998. Vol. 7. P. 21—24.

*Sjörs H. Sphagnum subfulvum* n. sp. and its relation to *S. flavicomans* (Card.) Warnst. and *S. plumulosum* Röll. p. p. // Svensk. Bot. Tidskr. 1944. Bd 38. P. 403—427.

## SUMMARY

A new locality of *Sphagnum subfulvum* is reported from the Nature Park «Kondinskie Ozera» (62°27′ N, 66°02′ E) in Khanty-Mansi Autonomous Area — Ugra, West Siberia. It is the first record of the species for Siberia. Its distribution in Russia is discussed. *Sphagnum subfulvum* is an indicator of aapa-type mires (ribbed fens).

УДК 581.9 (470.11) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

**© И. Б. Кучеров,[1] Л. В. Пучнина,[2] А. В. Разумовская[1, 3]**

# НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

I. B. KUCHEROV, L. V. PUCHNINA, A. V. RAZUMOVSKAYA.
NEW AND RARE VASCULAR PLANTS OF THE ARKHANGELSK REGION FLORA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: dryas@peterstar.ru
[2] ФГУ «Заповедник Пинежский»
E-mail: pinzapho@atnet.ru
[3] ФГУ «Национальный парк Кенозерский»
E-mail: anna-lynx@mail.ru

Поступила 17.01.2008
Окончательный вариант получен 06.09.2008

По результатам флористических исследований 1999—2008 гг. приводятся данные о местонахождениях 20 видов сосудистых растений на территории Архангельской обл. Из них 10 видов указаны впервые для области, для прочих ранее были известны единичные находки. 11 видов найдены на северных (северо-западных, северо-восточных) границах своих ареалов либо в отрыве от них, 1 вид — на юго-западной границе ареала, 2 вида найдены повторно после длительного перерыва.

Ключевые слова: флора, сосудистые растения, Архангельская обл.

Основными вехами в истории изучения флоры сосудистых растений Архангельской обл. можно считать выход в свет сводки А. Н. Бекетова (1884), затем «Флоры Северного края» И. А. Перфильева (1934, 1936), далее многотомной «Флоры северо-востока европейской части СССР» (1974—1977) и, наконец, публикацию «Флоры Архангельской области» В. М. Шмидта (2005). На данный момент уровень изученности флоры области сопоставим с таковым сопредельных регионов, прежде всего Мурманской области и Карелии (Флора.., 1959—1966; Раменская, 1983; Кравченко и др., 2000, и др.), однако все еще далек от исчерпывающей полноты. Многие части территории области, включая как труднодоступные уголки Мезенского р-на на севере, так и бóльшую часть Устьянского и Ленского районов на юге, остались в стороне от маршрутов большинства исследователей, и даже в не раз посещавшихся и хорошо изученных местностях по-прежнему случаются новые находки аборигенных видов.

В настоящую статью сведены данные о новых видах флоры сосудистых растений Архангельской обл., а также о новых местонахождениях редких видов, ранее известных из считанных пунктов. В числе последних наибольший интерес представляют растения, обнаруженные в далеком отрыве от границ сплошного распространения, а также виды, считавшиеся исчезнувшими и найденные снова после не менее чем векового перерыва. Находки сделаны: в 1999—2008 гг. Л. В. Пучниной (ЛП) при изучении флоры Пинежского (Пин.), Мезенского (Мез.), Плесецкого (Пл.) и Холмогорского (Холм.) районов области; в 2004—2007 гг. А. В. Разумовской (АР) на территории Кенозерского национального парка (КНП) в Каргопольском (Кар.) и Плесецком районах; в 2005—2008 гг. И. Б. Кучеровым (ИК) в Каргопольском, Пинежском, Онежском (Онеж.), Устьянском (Уст.) и Ленском (Лен.) районах; учтены также данные ревизии старых сборов из гербария Пинежского заповедника (ПГЗ). Таксоны перечисляются в порядке системы Энглера. Виды, внесенные в Красную книгу Архангельской области (Об утверждении.., 2007) или в Красную книгу РСФСР (Об утверждении.., 2005), помечены соответственно одним либо двумя восклицательными знаками (!, !!), адвентивные виды — звездочкой (*). Данные о распространении растений за пределами Архангельской обл. по умолчанию даются по E. Hultén, M. Fries (1986). Сборы хранятся в гербариях КНП и ПГЗ, частично переданы в Гербарий Ботанического института РАН (LE). Ряд находок опубликован в региональной печати (Пучнина, Кучеров, 2007; Разумовская и др., 2007).

## Новые виды флоры сосудистых растений Архангельской области

*Lycopodiella unindata* (L.) Holub. Онеж.: трасса Онега—Плесецк, 2 км за д. Вонгуда (63°51′ с. ш., 38°32′ в. д.); сырой песчаный откос канавы по краю ельника (24.08.06; ИК). Лен.: заболачивающийся песчаный берег озера с подростом сосны в 2 км к северо-востоку от пос. Урдома (61°45′ с. ш., 48°28′ в. д.; 03.08.08; ИК). Амфиокеанический бореонеморальный вид в отрыве (2-я находка — на 200 км к востоку) от северо-восточной границы европейской части ареала; ранее известен из южной и средней Карелии (Кравченко и др., 2001), вероятен также в Вологодской обл. (Цвелёв, личн. сообщ.).

*Potamogeton* × *bottnicus* Hagstr. Пин.; ПГЗ, мелководье р. Кумичевки (64°35′ с. ш., 42°58′ в. д.) близ пещеры, на глубине 0.3—0.5 м (06.08.86, Е. В. Симачева; определил (опр.) Н. Н. Цвелёв (LE)). Североевропейский бореальный вид; вероятный раннеголоценовый гибрид *P. pectinatus* L. × *P. vaginatis* Turcz. (Цвелёв, 2000); последний из родительских видов имеет дизъюнкцию в современном ареале между Швецией и Восточной Сибирью (Hultén, Fries, 1986). Возможно, вид встречается также в Мез., в нижнем течении р. Мегры (Пучнина, личн. сообщ.); сборы из этой точки нуждаются в проверке. Реликтовые популяции этого вида, возобновляющиеся исключительно вегетативным путем, требуют повсеместной охраны.

*Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. Лен.: пихтарники травяно-кисличные по берегу старицы р. Лупьи и у пос. Вандыш (64°39′ с. ш., 48°28′ в. д.; 04.08.08; ИК) и на правобережной надпойменной террасе р. Верхняя Лупья к югу от пос. Урдома (18.08.08; ИК), обильно. Восточноевропейско-азиатский (преимущественно сибирско-восточноазиатский) бореально-неморальный вид на северо-западном пределе ареала; возможно, является реликтом эпохи микулинского межледниковья (Флора.., 1974, Т. 1). В пределах Двино-Печорского флористического района (Дв.-Печ.) ранее известно единственное местонахождение в Печорском Предуралье на территории Якшинского участка Печоро-Илычского заповедника (Флора.., 1974, Т. 1; Лавренко и др., 1995); недавно вид был найден также в окрестностях оз. Донты в центральной части Республики Коми (Б. П. Тетерюк (SYKO), личн. сообщ.). Сделанные нами находки отстоят от него более чем на 400 км к западу. Южнее в Европейской России вид спорадически распространен в Ивановской, Кировской, Горьковской и Пермской областях (Флора.., 1974, Т. 1).

*Fragaria moschata* (Duch.) Weston. Уст.; ельник кисличный в распадке южного склона оза над р. Мельчугой, в 6 км северо-западнее пос. Богдановский (61°20′ с. ш., 43°42′ в. д.; 19.08.07; ИК). Центральноевропейско-среднерусский неморальный вид на северной границе ареала. Самое северное местонахождение вида, ранее в пределах Дв.-Печ., известного лишь из Вологодской обл. (Флора.., 2001, Т. 10), а в Карелии — из южного Приладожья (Раменская, 1983; Кравченко и др., 2000).

*Lotus arvensis* Pers.* Уст.; обочины шоссе в пос. Богдановский и в 2 км к северу от него; единично (31.07 и 20.08.07; ИК). Центрально- и восточноевропейский плюризональный вид, заносный в Дв.-Печ. (Флора.., 1987, Т. 6).

*Chaerophyllum aromaticum* L. Уст.; ельник и сероольшаник аконитовые в нижней части восточного склона в пойму р. Устьи, в 2—3 км севернее пос. Богдановский; обильно (16.08.07, ИК). Центрально- и восточноевропейский неморальный вид на северной границе ареала. В Дв.-Печ. известен из Вологодской обл. (Перфильев, 1936; Флора.., 2004. Т. 11), а также из 1 местонахождения на юге Респ. Коми: у с. Иб на р. Сысоле (Флора.., 1977. Т. 4).

*Hypopitys monotropa* Crantz. Кар.; КНП, сосняк с подростом ели зеленомошный в 3 км от д. Думино по дороге к д. Видягино (61°47′ с. ш., 38°05′ в. д.; 18.06.04, АР). Уст.: ельники кисличный и аконитовый на юго-западном склоне оза в 4—6 км северо-западнее пос. Богдановский (30.07 и 19.08.07; ИК); ельник с березой черничный на гриве надпойменной террасы правого берега р. Устьи напротив того же поселка (12.08.07; ИК). Европейско-южносибирско-горнозападноазиатский плюризонально-боровой вид на северном пределе ареала. Ранее в пределах Дв.-Печ. вид был известен лишь из Вологодской обл. в предела бывших Кадниковского, Вологодского, Великоустюжского и Никольского уездов (Перфильев, 1936; Флора.., 1985. Т. 5), а также из единственного местонахождения на юге Респ. Коми — окрестностей д. Краснояр на р. Нем (Флора.., 1977. Т. 4), — ошибочно приведенного нами для Архангельской обл. (Разумовская и др., 2007).

*Symphyrum* × *uplandicum* Nym.* (*S. asperum* Lepech. × *S. officinale* L.). Кар.; КНП, д. Труфаново на оз. Лекшмозеро (07.08.05, ИК; опр. Н. Н. Цвелёв). Уст.; у дороги в пос. Богдановский (28.07.07; ИК; подтвердил Н. Н. Цвелёв). Гибридогенный вид, нередко дичает из культуры.

*Galium rivale* (Sibth. et Smith) Griseb. Лен.; осоковая луговина по обочине дороги в 2 км от д. Паламыш на р. Вычегде (5 км к востоку от пос. Урдома; 04.08.08; ИК; подтвердил Н. Н. Цвелёв). Евросибирско-ирано-туранский неморально-лесостепной вид в отрыве от северной границы ареала; нередок в поймах рек бассейнов Волги, Западной Двины и Днепра (Флора.., 1978, Т. 3).

*Campanula trachelium* L.* Лен.; обочина дороги в сосняке в 1 км к югу от пос. Урдома (04.08.08; ИК). Европейско-алтайский, преимущественно неморальный вид, в Архангельской обл., скорее всего, недавний занос. Приводится для бывших Вологодского, Кадниковского и Великоустюгского уездов Вологодской обл. (подзона южной тайги) в качестве аборигенного растения («по опушкам, в кустарниках»; Перфильев, 1936 : 332). В южнотаежной Приладожской Карелии, видимо, вид также является аборигенным (Раменская, 1983), тогда как в среднетаежной Заонежской (заповедник «Кивач») — сугубо адвентивным (Кучеров и др., 2000).

*Rhizomatopteris sudetica* (A. Br. et Milde) Khokhr. ! Пин.; правобережная пойма р. Кулой напротив пос. Красный Бор (64°51′ с. ш., 43°28′ в. д.), ельник аконитово-крупнопапоротниковый; единично (01.07.06, ИК; опр. Н. Н. Цвелёв). Евразиатский бореальный вид. В Архангельской обл. ранее был известен лишь из окрестностей оз. Кенозеро и пос. Усть-Пинега (Шмидт, 2005), а также по старым сборам А. Н. Бекетова (1884; Перфильев, 1934) из бывших Холмогорского и Шенкурского уездов. В пределах Респ. Коми был отмечен в среднем течении р. Вычегды и в верховьях рек Печоры и Илыча (Перфильев, 1934; Флора.., 1974. Т. 1).

*Potamogeton* × *meinshausenii* Juz. Мез.; среднее течение р. Сояны, в 43 км от устья (65°42′ с. ш., 42°52′ в. д.); слабопроточный участок с песчаным дном у правого берега напротив устья ручья Сярдуй, на глубине 1 м (24.07.03, ЛП; опр. Н. Н. Цвелёв). Мез.; нижнее течение р. Мегры, в 20 км от устья (66°04′ с. ш., 41°42′ в. д.), правобережное мелководье с песчаным дном (08.07.04, ЛП). Североевропейский бореальный вид, вероятный раннеголоценовый гибрид *P. borealis* Raf. × *P. vaginatus* (Цвелёв, 2000); первый из родительских видов в настоящее время произрастает в Северной Америке, в России сохранился лишь на Чукотке (Арктическая.., 1960. Т. 1; Hultén, Fries, 1986). Именно к *P.* × *meinshausenii* следует относить ссылки на *P. borealis* во флоре ПГЗ (Симачева, 1987; Пучнина, 2000). Вид изредка встречается в южной части Дв.-Печ. (Флора.., 1979. Т. 4), в фондах Гербария БИН РАН (LE) имеются сборы из южной части Архангельской обл. (опр. Н. Н. Цвелёв). Однако приведенные нами находи с территории Мез. отстоят от известных ранее не менее чем на 400 км к северу. Как и *P.* × *bottnicus*, *P.* × *meinshausenii* представлен вегетативно возобновляющимися реликтовыми популяциями и требует повсеместной охраны.

*P. rutilus* Wolfg. ! Кар.; КНП, оз. Мошное (61°45′ с. ш., 38°03′ в. д.), в воде у края сплавины (24.08.05, ИК; опр. Н. Н. Цвелёв). Преимущественно западноевропейский бореонеморальный вид, в Дв.-Печ. — на северо-восточной границе ареала (Флора.., 1979. Т. 4). В пределах области ранее было известно единственное (крайне северо-восточное) местонахождение близ д. Верхняя Тойма на р. Северной Двине (Флора.., 1974. Т. 1; Шмидт, 2005).

*Koeleria grandis* Bess. ex Gorski. Пин.; окр. пос. Голубино на правобережье р. Пинеги (64°42′ с. ш., 43°24′ в. д.), сухие сосняки и лиственничники в верхней части склонов карстовых логов, прорезающих уступ Беломорско-Кулойского плато (всего 6 сборов вида); обильно, но в угнетенном вегетативном состоянии (12—20.07.06, ИК; опр. Н. Н. Цвелёв). Центральноевропейско-среднерусский бореально-лесостепной вид, в Архангельской обл. — вероятный реликт атлантического оптимума голоцена. Находка интересна тем, что подтверждает сбор Р. Поле от 18.08.1902 («берег Пинеги на известняковой почве»; Флора., 1974. Т. 1. С. 136). После упомянутого сбора вид в данной местности никем не был найден, считался исчезнувшим и не был включен во флоры ПГЗ (Симачева, 1987; Пучнина, 2000) и Голубинского заказника (Пучнина, 2003). В пределах области *K. grandis* известна еще из 2 точек на р. Пинеге (также по старым сборам), а также с верховий р. Кулой (где собрана и нами) и из окр. пос. Уколок на Онего-Двинском водоразделе (Флора.., 1974. Т. 1; Шмидт, 2005).

*Molinia caerulea* (L.) Moench. Онеж.; окр. г. Онега, левый берег р. Онеги, в 2 км выше устья руч. Шелекса (63°53′ с. ш., 38°06′ в. д.); сосняк багульниковый сфагновый; малочисленно (06.08.06; ИК). Европейско-южнозападносибирско-северотуранский плюризональный вид на северо-восточной границе ареала, которая, по-видимому, проходит по р. Онеге; о значимости последней как ботанико-географического рубежа в свое время писал А. П. Шенников (1940). Ранее в пределах области молиния была найдена в 2 пунктах в окр. оз. Кенозеро (Кузнецов, 1998; Шмидт, 2005; собрана и нами), затем установлен факт ее массового произрастания на аапа-болотах на территории природного парка «Кожозерский» (Кравченко, 2006). Все эти местонахождения расположены западнее р. Онеги. И. А. Перфильев (1934) приводит молинию только для бывшего Вологодского уезда, т. е. к юго-востоку от бассейна р. Онеги и за пределами области. Указание вида для бассейна р. Ижмы по сборам В. Н. Андреева (Флора.., 1974. Т. 1) сомнительно.

*Orchis militaris* L. !! Холм.; левобережье р. Пинеги, восточный берег оз. Колодец (64°07′ с. ш., 42°32′ в. д.), ключевое болото (12.07.07; ЛП; подтвердила Г. Ю. Конечная). Европейско-южносибирско-древнесредиземноморский неморальный вид. В пределах области ранее был известен лишь из окр. г. Каргополя (Шмидт, 2005), а также по старым сборам из бывшего Вельского уезда (в Вологодской обл. — также из Кадниковского уезда; Перфильев, 1934). Наиболее северное местонахождение вида в почти 400-километровом отрыве от северной границы основного ареала.

*Gypsophila pinegensis* Perf. !! Холм.: Чучский заказник, в 5 км от левого берега р. Пинеги (64°09′ с. ш., 42°45′ в. д.), лиственничное багульниково-лишайниковое редколесье на выходах гипса (21.07.99, ЛП); гипсовые обнажения левого берега р. Северной Двины, в 3 км южнее д. Подсосанье (63°15′ с. ш., 42°01′ в. д.; 24.07.07, ЛП). Эндемик европейского Северо-Востока. В области ранее был известен лишь из 5 местонахождений по долинам рек Пинеги, Сотки и Мезенской Пижмы (Перфильев, 1936; Флора.., 1976. Т. 2; Шмидт, 2005); более широко распространен на западе Респ. Коми — по берегам рек Мылы и Печорской Пижмы на Северном Тимане (Флора., 1976. Т. 2; Флора Восточной Европы, 2004. Т. 11). Второй из сделанных нами сборов соответствует крайнему юго-западному местонахождению данного растения, в 100 км к югу от известных ранее пинежских находок.

*Thalictrum lucidum* L. Пл.; луговое разнотравье у родника на берегу оз. Караси близ одноименного поселка (63°00′ с. ш., 40°25′ в. д.; 01.07.03, ЛП). Центрально- и восточноевропейский бореонеморальный вид на северной границе ареала. В области ранее были известны лишь 4 местонахождения — на р. Полте, у г. Архангельска, у г. Каргополя (Шмидт, 2005) и в 10 км от устья р. Тинтомы в бассейне р. Кулой (Флора.., 1976. Т. 3). В пределах Дв.-Печ. вид известен также из западной части Вологодской обл. (Флора.., 1976. Т. 3; Флора.., 2001. Т. 10).

*Gentiana pneumonanthe* L. ! Пл.; КНП, заросли серой ольхи по песчаному берегу оз. Долгое (62°05′ с. ш., 38°11′ в. д.; 04.09.05, АР). Европейско-южнозападносибирско-северотуранский плюризональный вид на северо-восточной границе ареала. В области, возможно, археофит, связанный с освоением земель в новгородское время. Ранее был известен лишь по старым сборам из окр. г. Архангельска (Бекетов, 1884; Флора.., 1977. Т. 4; Шмидт, 2005), считался исчезнувшим и не был внесен в предыдущую редакцию Красной Книги Архангельской области (1995).

*Lycopus europaeus* L. Онеж., 26-й км трассы Онега—Северодвинск, сырой участок просеки вдоль ЛЭП, в 0.5 км от берега Белого моря (64°01′ с. ш., 38°05′ в. д.; 26.08.06; ИК). Евразиатский плюризональный вид на северном пределе ареала. По старым сборам был известен лишь из бывшего Вельского уезда на юге области (а также из бывших Кадниковского и Великоустюжского уездов на территории современной Вологодской обл.; Перфильев, 1936). В дальнейшем был найден близ г. Каргополя, г. Котласа, пос. Верхняя Тойма (Шмидт, 2005) и г. Архангельска (Максимов, 2006); последние 2 находки, как и наша, — в 200—400-километровом отрыве от северной границы сплошного распространения.

Из перечисленных 20 видов (17 аборигенных и 3 адвентивных), 10 (соответственно 7 аборигенных и 3 адвентивных) приводятся впервые для области. Из 10 видов, собранных повторно, 2 (*Koeleria grandis* и *Gentiana pneumonanthe*) обнаружены после более чем столетнего перерыва. При этом *G. pneumonanthe* считалась полностью исчезнувшей на территории области.

6 видов из числа обнаруженных впервые и 5 из числа повторно найденных обнаружены на северных, северо-западных либо северо-восточных границах своих ареалов или в отрыве от этих границ, 1 вид (*Gypsophila pinegensis*) — на крайнем юго-западном пределе своего распространения.

Значительная часть видов растений из числа упомянутых требует охраны на территории области, из них 2 вида (*Orchis militaris* и *Gypsophila pinegensis*) охраняются во всероссийском масштабе (Об утверждении.., 2005), еще 3 внесены в действующую редакцию Красной книги Архангельской области (Об утверждении.., 2007).

## Благодарности

Авторы признательны М. Д. Люблинской (ИЛИ РАН), А. В. Козыкину, В. В. Портнову и К. А. Боголепову (КНП), С. А. Кутенкову (ИБ КарНЦ РАН), С. И. Дровниной (ИЭПС РАН) и А. В. Петрову за участие в полевых исследованиях, В. И. Василевичу (БИН РАН) за помощь при их организации, Н. Н. Цвелёву, Г. Ю. Конечной, Л. В. Аверьянову, В. В. Никитину и Д. В. Гельтману (БИН РАН) за определение сборов критических таксонов, Р. В. Камелину и Т. К. Юрковской (БИН РАН) за ценные советы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Арктическая* флора СССР. Вып. 1—10. М.; Л., 1960—1987.

*Бекетов А. Н.* Об Архангельской флоре // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоиспыт. 1884. Т. 15. Вып. 2. С. 523—616.

*Кравченко А. В.* Флора болот природного парка «Кожозерский» (Архангельская область) // Болотные экосистемы Севера Европы. Петрозаводск, 2006. С. 129—144.

*Кравченко А. В., Гнатюк Е. П., Кузнецов О. Л.* Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск, 2000. 75 с.

*Красная* книга Архангельской области. Редкие и охраняемые виды растений и животных. Архангельск, 1995. 330 с.

*Кузнецов О. Л.* Находки новых для флоры Кенозерского национального парка (Архангельская область) видов сосудистых растений // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 128—131.

*Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Тихомиров А. А.* Сосудистые растения заповедника «Кивач» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 64. 108 с.

*Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П.* Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 256 с.

*Максимов А. А.* Флора города Архангельска: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 22 с.

*Об утверждении* перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.): Приказ Министерства природных ресурсов РФ № 289 от 25 октября 2005 г. // Информационно-правовой портал КАДИС, http://www.kadis.ru/texts/index.phtml?id=10375

*Об утверждении* Перечня редких и находящихся под угрозой исчезновения животных, растений и других организмов, включаемых в Красную книгу Архангельской области: Постановление администрации Архангельской области от 10 сентября 2007 г. № 161-па. Архангельск, 2007. 14 с.

*Перфильев И. А.* Флора Северного края. Архангельск, 1934. Ч. I: Однодольные. 160 с. Архангельск, 1936. Ч. II—III: Двудольные. 398 с.

*Пучнина Л. В.* Сосудистые растения // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (северная тайга ЕТР, Архангельская область). Архангельск, 2000. С. 244— 254.

*Пучнина Л. В.* Сосудистые растения Голубинского заказника // Голубинский заказник. Архангельск, 2003. С. 65—68.

*Пучнина Л. В., Кучеров И. Б.* Флористические находки в подзоне северной тайги Архангельской области // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: Матер. XI Перфильевских науч. чтений. Архангельск, 2007. Ч. 1. С. 116—122.

*Разумовская А. В., Козыкин А. В., Пучнина Л. В., Кучеров И. Б.* Новые виды флоры сосудистых растений Кенозерского национального парка // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Север: Матер. XI Перфильевских науч. чтений. Архангельск, 2007. Ч. 1. С. 122—126.

*Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

*Симачева Е. В.* Сосудистые растения Пинежского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. М., 1987. Вып. 5. 52 с.

*Флора* Восточной Европы. Т. 9—11. СПб., 1996—2004.

*Флора* европейской части СССР. Т. 1—8. Л., 1974—1994.

*Флора* Мурманской области. Т. 1—5. 1959—1966.

*Флора* северо-востока европейской части СССР. Т. 1—4. Л., 1974—1977.

*Цвелёв Н. Н.* Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

*Шенников А. П.* К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1940. Вып. 4. С. 35—46.

*Шмидт В. М.* Флора Архангельской области. СПб., 2005. 346 с.

*Hultén E., Fries M.* Atlas of North European Vascular Plants, North of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein, 1986. 1172 p.

## SUMMARY

As a result of floristic research of 1999—2007 in the Arkhangelsk Region of Russia, findings of 20 vascular plant species are given. 10 of them are first records for the Arkhangelsk Region, the others have been yet known from single or few locations. 11 and 1 species were found at the northern or southern limits of their ranges, respectively. 2 plants were found anew after a century o missing.

---

УДК 581.9 (571.642)

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

### © Н. Д. Сабирова, Р. Н. Сабиров

# НОВЫЕ ДЛЯ САХАЛИНА ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

## N. D. SABIROVA, R. N. SABIROV. VASCULAR PLANT SPECIES NEW TO SAKHALIN

Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН
693022 Южно-Сахалинск, ул. Науки, 1Б
Тел./факс (4242) 791-517
E-mail: renat@imgg.ru
Поступила 21.02.2008

Сообщается о местонахождениях 4 новых для флоры о-ва Сахалин аборигенных видов растений. Два рода (*Adenocaulon*, *Kobresia*) для острова приводятся впервые.

Ключевые слова: новый вид, флора, сосудистые растения, Сахалин.

Многолетние исследования флоры сосудистых растений о-ва Сахалин позволили нам выявить несколько новых видов и родов, ранее не отмеченных для рассматриваемой территории. Названия таксонов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995) с учетом соответствующих изменений в новейших опубликованных изданиях (Сосудистые.., 1985—1996; Флора.., 2006). Образцы собранных видов растений хранятся в Гербарии Института морской геологии и геофизики ДВО РАН; дубликаты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (LE), а некоторые из них — в Биолого-почвенный институт ДВО РАН (ULA).

*Adenocaulon adhaerescens* Maxim. Местонахождение этого вида впервые было обнаружено нами в юго-восточной части о-ва Сахалин во время обследования территории памятника природы «Река Анна» в 1993 г. Долинский р-н, долина р. Анна, смешанный лес, 21 VIII 1993. Результаты инвентаризации флоры и растительности указанного памятника природы в виде научного отчета в том же году были переданы в Комитет экологии и охраны окружающей среды Администрации Сахалинской обл. Повторно произрастание его в отмеченном районе подтверждено нами во время проведения Международной экспедиции (ISIP) по изучению биоразнообразия Сахалина в 2001 г., руководителем полевого отряда которой был один из авторов этого сообщения. В монографической обработке рода (Баркалов и др., 1992), рассматриваемый вид для о-ва Сахалин не приводится. Ближайшее местонахождение его указывается на Курильских островах (острова Кунашир, Итуруп) (Баркалов, 2006). Новый род и вид для флоры о-ва Сахалин (Сабиров, Воронов, Сабирова, 2002; Fukuda et al., 2002).

*Kobresia simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. Новый вид и род для флоры о-ва Сахалин. Впервые собран нами при исследовании флоры и растительности п-ова Шмидта: Восточный хребет, верховья р. Томи, каменисто-глинистые склоны, 19 VII 1998; бассейн р. Орлиная, разнотравное сообщество, 22 VII 1998. В монографической обработке рода этот вид для о-ва Сахалин не приводится, а ближайшим местонахождением является южная часть Охотского флористического района российского Дальнего Востока (Кожевников, 1988), что, очевидно, свидетельствует о былой связи флоры Северного Сахалина с таковой Евразиатского континента.

*Poa trivialiformis* Kom. Новый вид для о-ва Сахалин. Выявлен нами в северной части Сахалина: п-ов Шмидта, долина р. Славянка, вейниковый луг, 1 VII 1998. Повторно на этом же полуострове был собран в средней части течения р. Пильво — пойменный луг, 4 IX 2003. Кроме п-ова Шмидта, ранее нами было установлено и другое местонахождение этого вида на Среднем Сахалине: Смирныховский р-н, на галечниках побережья безымянного ручья, притока р. Венгери, 13 VIII 1996. Нашими сборами уточняются данные о распространении *Poa trivialiformis* и подтверждается произрастание его на о-ве Сахалин в целом (Пробатова, 2006).

*Ranunculus altaicus* Laxm. Новый для о-ва Сахалин вид, обнаруженный нами в Смирныховском р-не: восточные макросклоны Набильского хребта, высокогорные лужайки на привершинной части безымянной горы, 970 м над ур. м., у истоков р. Пурш-Пурш, 19 VII 1996. В монографической обработке дальневосточных лютиков (Луферов, Стародубцев, 1995) распространение этого вида для Сахалина не отмечено.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Баркалов В. Ю., Коробков А. А., Цвелёв Н. Н.* Сем. Астровые (Сложноцветные) — *Asteraceae* (*Compositae*) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1992. Т. 6. С. 9—413.

*Баркалов В. Ю.* Семейство Астровые — *Asteraceae* // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8. (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников, Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. С. 236—266.

*Кожевников А. Е.* Сем. Сытевые — *Cyperaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1988. Т. 3. С. 175—403.

*Луферов А. Н., Стародубцев В. Н.* Сем. Лютиковые — *Ranunculaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1995. Т. 7. С. 9—145.

*Пробатова Н. С.* Семейство Мятликовые — *Poaceae* // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8. (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников, Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. С. 327—391.

*Сабиров Р. Н., Воронов Г. А., Сабирова Н. Д.* Памятник природы «Река Анна» на Сахалине // Вестник Сахалинского музея. Южно-Сахалинск, 2002. № 9. С. 348—368.

*Сосудистые* растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; СПб., 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 428 с.; 1995. Т. 7. 395 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

*Флора* российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников, Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

*Fukuda T., Taran A., Takahashi H. Adenocaulon himalaicum* Edgew. (*Asteraceae*), a new record from Sakhalien Island // Journ. Jap. Bot. 2002. Vol. 77. P. 312—313.

## SUMMARY

The localities of 4 aboriginal plant species new to Sakhalin Island are represented. Two genera (*Adenocaulon* and *Kobresia*) are reported for the island for the first time.

# ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.475

© **О. В. Квитко, Е. Н. Муратова, О. А. Сизых, О. С. Владимирова**

## ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ

O. V. KVITKO, E. N. MURATOVA, O. A. SYZIKH, O. S. VLADIMIROVA.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME CONIFER SPECIES

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912) 43-36-86
E-mail: kvitko@ksc.krasn.ru
Поступила 26.03.2008

Приведены числа хромосом (2n) для восьми видов сем. *Pinaceae* из различных местопроизрастаний и одного вида сем. *Cupressaceae*.

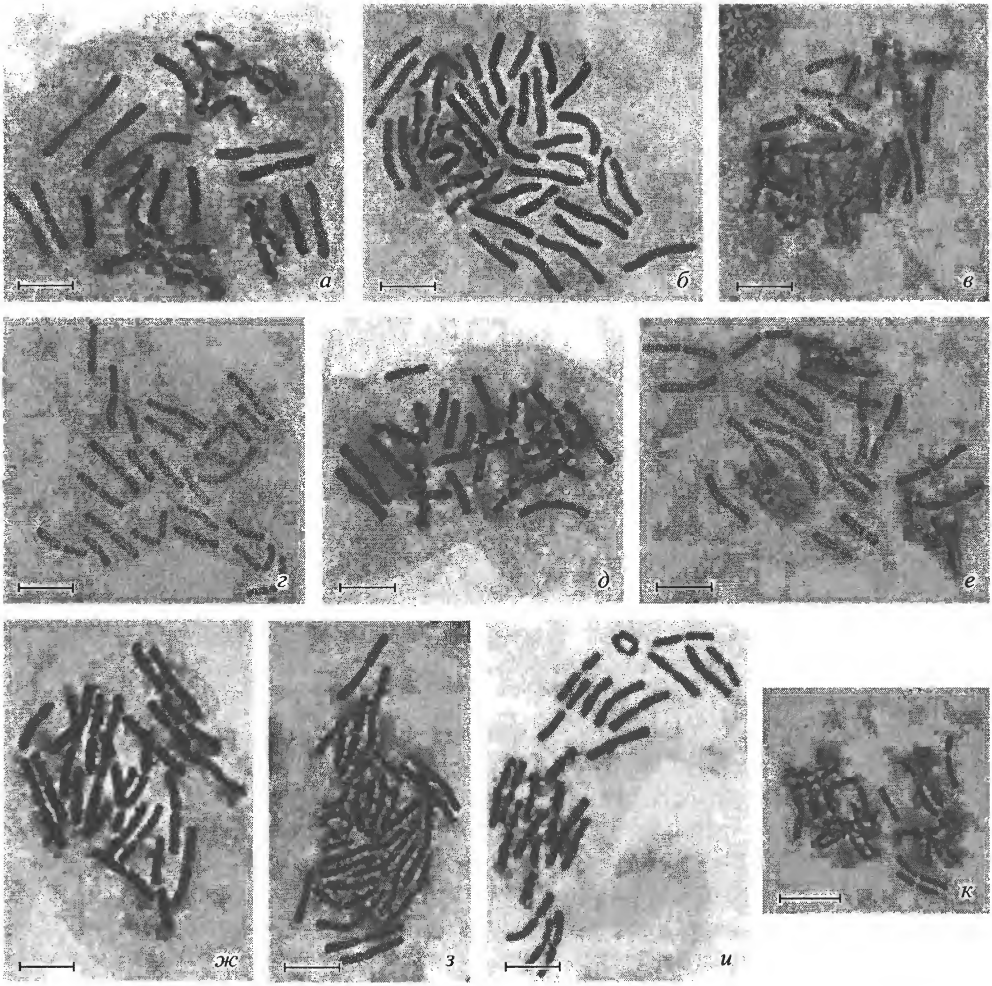
Ключевые слова: числа хромосом, *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Microbiota*.

*Abies sibirica* Ledeb., **2n = 24** (см. рисунок, *а*), миксоплоиды (**2n = 24, 48**), Красноярский край, Енисейский р-н, окр. д. Плотбище, 2004 г., Е. В. Бажина, изучено 55 проростков, миксоплоидия отмечена в 5; Красноярский край, Козульский р-н, ст. Веселая, 2003 г., А. К. Экарт, изучено 42 проростка, 7 проростков являлись миксоплоидами; Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, 2004 г., Е. В. Бажина, О. В. Квитко, изучено 22 проростка, миксоплодия отмечена в 3; Красноярский край, Березовский р-н, долина р. Каменка (территория заповедника «Столбы»), 2004 г., Т. Н. Отнюкова, изучено 29 проростков, миксоплоидия отмечена в 3; **2n = 24,** миксоплоиды (**2n = 24, 25; 2n = 24, 48**). Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. метеостанции «Оленья речка», 2004 г., Е. В. Бажина, О. В. Квитко, изучено 37 проростков, миксоплоиды отмечены в единичных случаях; **2n = 24, 2n = 36** (см. рисунок, *б*), миксоплоиды (**2n = 12, 24; 2n = 24, 40; 2n = 24, 25; 2n = 24, 27**), Красноярский край, Березовский р-н, долина р. Б. Сынжул (территория заповедника «Столбы»), 2004 г., Е. В. Бажина, О. В. Квитко изучен 41 проросток, из которых 1 проросток был триплоидом, 5 проростков — миксоплоидами.

*Abies veitchii* Lindl., **2n = 24** (см. рисунок, *в*), Япония, о-в Хонсю, 2002 г., сборы государственного учреждения для обмена и продажи, изучено 10 проростков, миксоплоидия (**2n = 24, 48**) обнаружена в 1 проростке.

*Larix cajanderi* Mayr, **2n = 24** (см. рисунок, *г*), Центральная Якутия, Таттинский улус, 2004 г., А. П. Исаев, изучено 9 проростков; Южная Якутия, Алданский улус, 2004 г., А. П. Исаев, изучено 12 проростков; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 24, 25; 2n = 24, 48**), Центральная Якутия, Мегино-Кангаласский улус, 2004 г., А. П. Исаев, изучено 38 проростков, миксоплоидия обнаружена в 7.

*Larix sibirica* Ledeb., **2n = 24** (см. рисунок, *д*), **2n = 24 + 1B**, Республика Хакасия, Ширинский р-н, окр. пос. Туим, 2003 г., И. В. Тихонова, изучено 59 проростков, добавочная хромосома метацентрического типа найдена только в одном,



Метафазные пластинки хромосом видов семейств *Pinaceae* и *Cupressaceae*.

*а* — *Abies sibirica* (2n = 24), *б* — *A. sibirica* (2n = 36), *в* — *A. veitchii* (2n = 24), *г* — *Larix cajanderi* (2n = 24), *д* — *L. sibirica* (2n = 24), *е* — *Picea asperata* (2n = 24), *ж* — *P. crassifolia* (2n = 24), *з* — *P. koyamae* (2n = 24 + 1B), *и* — *P. obovata* (2n = 24), *к* — *Microbiota decussata* (2n = 22). Окраска ацетогематоксилином. Масштабная линейка — 10 мкм.

что является вторым случаем нахождения В-хромосомы у *L. sibirica*, первый был найден в окр. г. Норильск (Седельникова, Пименов, 2007); **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 24, 25, 2n = 24, 48**), Республика Хакасия, Ширинский р-н, окр. с. Соленоозерное, 2003 г., И. В. Тихонова, изучено 59 проростков, миксоплоидия обнаружена в 3; **2n = 24**, Красноярский край, окр. пос. Атаманово, 2007 г., О. А. Сизых, исследовались основания молодых хвоинок.

*Picea asperata* Mast., **2n = 24** (см. рисунок, *е*), миксоплоиды (**2n = 24, 48**), Центральный Китай, 2006 г., сборы государственного учреждения для обмена и продажи, изучено 15 проростков, миксоплоидия обнаружена в 3.

*Picea crassifolia* Kom., **2n = 24** (см. рисунок, *ж*), Северный Китай, Провинция Ганьси, бассейн р. Хайхе, 2006 г., сборы государственного учреждения для обмена и продажи, изучено 25 проростков.

*Picea koyamae* Shiras., **2n = 24, 2n = 24 + 1B**, миксоплоиды (**2n = 24, 48**), Япония, о-в Хонсю, 2006 г., сборы государственного учреждения для обмена и продажи, изучено 16 проростков, 6 из которых содержали добавочную хромосому метацентрического типа (см. рисунок, *з*), 1 проросток являлся миксоплоидом. В-хромосома у этого вида найдена впервые; при более ранних исследованиях В-хромосома не отмечалась (Santamour, 1960; Hizume, 1988).

*Picea obovata* Ledeb., **2n = 24** (см. рисунок, *и*), миксоплоиды (**2n = 24, 48**), Магаданская обл., р. Халанчига (2—3 км от устья), правый приток р. Яма, 2006 г., О. А. Мочалова, изучено 70 проростков, миксоплоидия отмечена в 2; **2n = 24, 24 + 1B**, Республика Тыва, пос. Хандыгайты, граница с Монголией, 2006 г., О. С. Владимирова, исследовались основания молодых хвоинок.

*Microbiota decussata* Kom., **2n = 22** (см. рисунок, *к*), г. Владивосток, Ботанический сад ДВО РАН, 2000 г., А. Б. Безделев, изучено 18 проростков.

## Благодарности

Авторы благодарят Е. В. Бажину, О. А. Мочалову, А. К. Экарта, И. В. Тихонову, Т. Н. Отнюкову, А. П. Исаева, А. Б. Безделева, С. Н. Горошкевича за любезно предоставленные семена.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 07-04-96823) и интеграционным проектом СО РАН № 5.18.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Седельникова Т. С., Пименов А. В.* Хромосомные мутации у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на Таймыре // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 2. С. 244—247.

*Hizume M.* Karyomorphological studies in the family *Pinaceae* // Mem. Fac. Educ. Ehime University. Ser. III. Natural Sci. 1988. Vol. 8. N 2. P. 1—108.

*Santamour F. S.* New chromosome counts in *Pinus* and *Picea* // Silvae Genet. 1960. Bd 9. Hf. 3. S. 87—88.

## SUMMARY

Chromosome numbers of eight *Pinaceae* and one *Cupressaceae* species from different localities are presented: *Abies sibirica* — 2n = 24; *A. veitchii* — 2n = 24; *Larix cajanderi* — 2n = 24; *L. sibirica* — 2n = 24; *Picea asperata* — 2n = 24; *P. crassifolia* — 2n = 24; *P. koyamae* — 2n = 24, 24 + 1B; *P. obovata* — 2n = 24, 24 + 1B; *Microbiota decussata* — 2n = 22. The mixoploidy is found in the studied species.

УДК 576.312.35/37 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 2

© Н. В. Екимова,[1] Ю. А. Хроленко,[2] Е. Н. Муратова,[3, 1] П. П. Силкин[1, 3]

# ЧИСЛА ХРОМОСОМ И КАРИОТИПЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *POLYGONACEAE*

N. V. EKIMOVA, Yu. A. KHROLENKO, E. N. MURATOVA, P. P. SILKIN.
CHROMOSOME NUMBERS AND KARYOTYPES OF SOME FAMILY *POLYGONACEAE* SPECIES

[1] Сибирский федеральный университет
660041 Красноярск-41, пр. Свободный, 79
Факс (3912)441552
E-mail: ekimova_n@mail.ru
[2] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток-22, пр. 100-летия Владивостоку, 159
Факс 8(4232)31-01-93
E-mail: khrolenko@ibss.dvo.ru
[3] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660636 Красноярск-36, Академгородок
Факс (3912)43-36-86
E-mail: elena-muratova@ksc.krasn.ru

Поступила 07.02.2008

Определены числа хромосом 3 видов сем. *Polygonaceae*: *Atraphaxis pungens*, *A. frutescens*, *Reynoutria sachalinensis*, для *A. pungens* — впервые. Кратко описаны кариотипы этих видов. Подсчитано число ядрышек в интерфазных ядрах.

Ключевые слова: реликтовые кустарники, число хромосом, кариотип, ядрышко, *Atraphaxis pungens*, *A. frutescens*, *Reynoutria sachalinensis*, *Polygonaceae*.

В настоящем сообщении представлены результаты кариологического изучения *Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach., *A. frutescens* (L.) C. Koch и *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai (*Polygonum sachalinense* F. Schmidt; *Fallopia sachalinensis* (F. Schmidt) Ronse Decr.) из сем. *Polygonaceae*.

Курчавка колющая и курчавка кустарниковая — *Atraphaxis pungens* и *A. frutescens* — кустарники (Флора.., 1992), входящие в состав степных кустарниковых сообществ с *Amygdalus pedunculata* Pall., *Rhamnus erythroxylon* Pall., *Caragana buriatica* Peschkova, *C. pigmaea* (L.) DC. и др. (Екимова и др., 2007). *A. pungens* занимает экологическую нишу на крутых скалистых склонах южной экспозиции в составе степных петрофитных сообществ. Предполагается, что эти кустарники сохранились на данной территории с миоцен-плиоцена и являются реликтами древне-средиземноморской ксерофильной флоры (Камелин, 1973). Для *A. frutescens* и некоторых других представителей *Atraphaxis* известно только примерное число хромосом 2n ≈ 45, определенное в 1931 г. G. Edman (Хромосомные.., 1969). Для *A. pungens* число хромосом ранее не определялось.

Рейнутрия сахалинская — *Reynoutria sachalinensis* — травянистое растение, являющееся типичным доминантом камчатско-сахалинского крупнотравья (Сосудистые.., 1989). Для нескольких зарубежных местообитаний данного вида установлены числа хромосом 2n = 44, 66, 88 (Sinoto, 1929; Májovský, Váchová, 1986; Mandak et al., 2003). Под видовым названием *Polygonum sachalinense* у этого вида известны числа хромосом 2n = 44 (Соколовская, 1960а, б) и 2n ≈ 66 (Меньшикова, 1964); под видовым названием *Fallopia sachalinensis* — 2n = 32, 44, 132 (Bailey, Conolly, 1985a, b; Bailey, Stace, 1992; Kim, Park, 2000).

## Материал и методика

Материалом для исследований послужили семена трех видов семейства гречишных из природных популяций. Курчавка кустарниковая *A. pungens* собрана в трех местопроизрастаниях Южной Бурятии на высоте 540—570 м над ур. м. (окр. пос. Селендума, пос. Новоселенгинск, правобережье р. Чикой); курчавка колющая *A. frutescens* собрана на левом и правом берегах р. Чикой на высоте около 560 м над ур. м. Рейнутрия сахалинская собрана в окр. биостанции «Сокол» Долинского р-на Сахалинской обл. Кроме того, использовались семена *R. sachalinensis*, собранные с растений в Ботаническом саду В. В. Шейко (г. Южно-Сахалинск).

Кариологический анализ проводился на давленых препаратах по модифицированной методике для изучения хромосом плодовых (Смирнов, 1968). Семена раскладывали на два слоя влажной фильтровальной бумаги в чашках Петри и проращивали при комнатной температуре. Наилучшие результаты были получены у проростков, обработанных в утреннее время 0.2%-м колхицином в течение 2 ч (для рейнутрии оптимальная длина проростков 0.7—0.8 см).

В качестве фиксатора использовали уксуснокислый алкоголь (1 : 3). Перед окрашиванием материал протравливали 4%-ми железоаммонийными квасцами. В качестве красителя использовали ацетогематоксилин. Проростки выдерживали в красителе 12—24 ч при комнатной температуре. Затем отрезали 1.5—2.0 мм от кончика корешка или от основания семядольных молоденьких листочков, помещали на предметное стекло в каплю насыщенного раствора хлоралгидрата, накрывали покровным стеклом и готовили давленый препарат. Далее препарат притирали обратной стороной пинцета, одновременно удаляя излишек жидкости фильтровальной бумагой. Ядрышки окрашивали 50%-м раствором азотнокислого серебра при 50—55 °С в течение 5—6 ч (Муратова, 1995). Препараты предварительно просматривали под микроскопом МБИ-6 (ЛОМО, Россия), затем фотографировали в масляной иммерсионной системе под микроскопом Axioskop-40 с помощью встроенной видеокамеры AxioCam HRc (Zeiss, Germany).

## Результаты и обсуждение

При исследовании кариотипов двух видов курчавки установлены следующие числа хромосом: у *A. frutescens* **2n = 16** (рис. 1, *а*, *б*), у *A. pungens* **2n = 48** (рис. 2, *а*, *б*). Для *A. pungens* число хромосом определено впервые. Полученные результаты позволяют сделать заключение, что *A. frutescens* является диплоидом, а *A. pungens* — гексаплоидом с основным числом x = 8. Диплоидное число 2n = 16 является новым не только для *A. frutescens*, но и для всего рода *Atraphaxis*. Ранее для *A. frutescens* и некоторых других видов этого рода было известно число хромосом 2n ≈ 45 (по-видимому, 2n = 48), определенное в 1931 г. G. Edman (Хромосомные.., 1969). Кроме того, у *A. spinosa* L. было установлено гексаплоидное число хромосом 2n = 48 (Меньшикова, 1964). Подсчет числа ядрышек в интерфазных ядрах показал, что у *A. frutescens* имеется 1—3 ядрышка на ядро, у *A. pungens* — 1—8.

Исследование *Reynoutria sachalinensis* показало, что в кариотипе данного вида имеется **2n = 44** хромосомы (рис. 3). Полученные данные свидетельствуют, что рейнутрия сахалинская является тетраплоидом с основным числом хромосом x = 11. Корейские авторы (Kim, Park, 2000) указывают для этого вида (под видовым названием *Fallopia sachalinensis*) два разных числа хромосом, соответствующие разным уровням плоидности — 2n = 44 и 132. В Чехословакии, где рейнутрия саха-

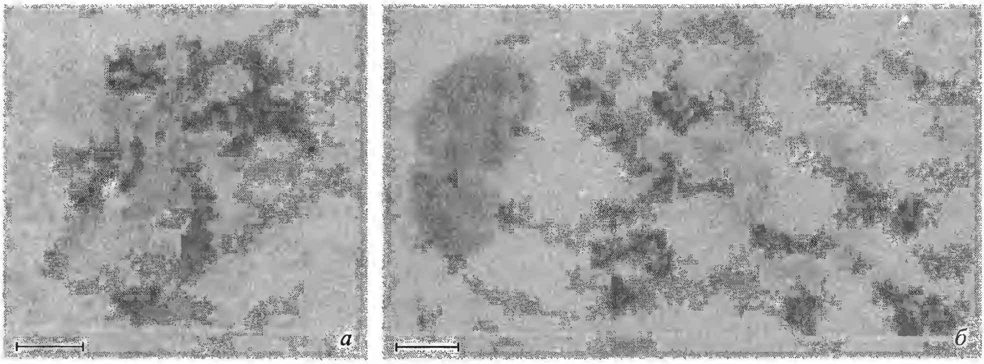


Рис. 1. Кариотип *Atraphaxis frutescens* (L.) C. Koch. (2n = 16) (*а*, *б*).
Масштабные линейки — 5 мкм.

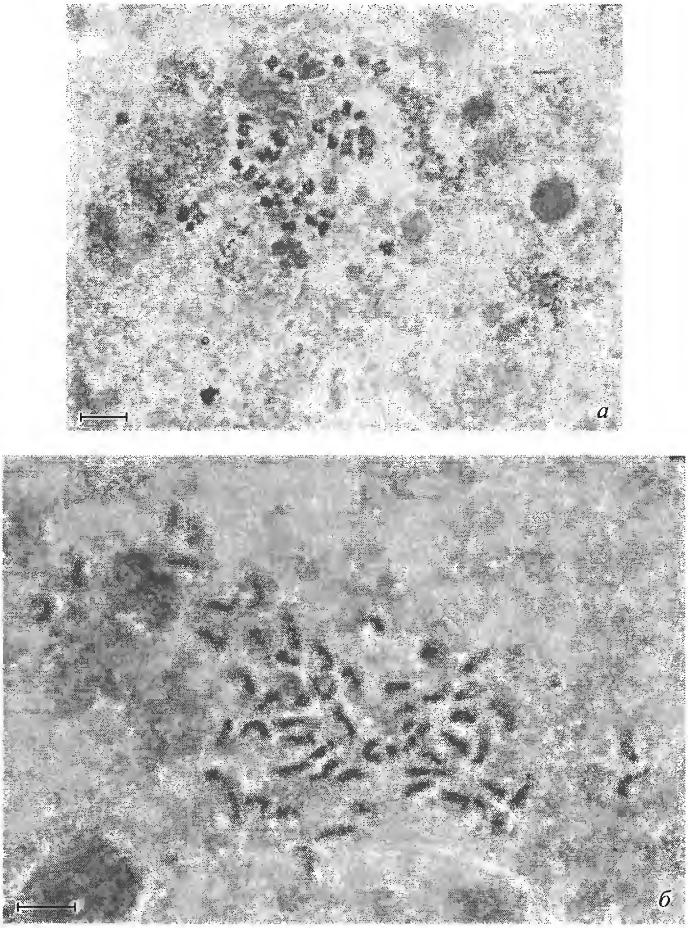


Рис. 2. Кариотип *Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach. (2n = 48) (*а*, *б*).
Масштабные линейки — 5 мкм.

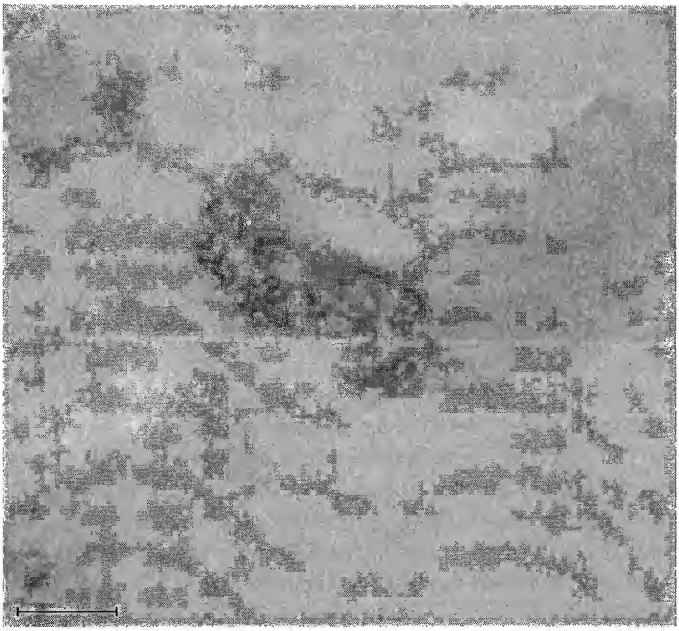


Рис. 3. Кариотип *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai (2n = 44).
Масштабная линейка — 10 мкм.

линская была интродуцирована и широко распространилась, у нее установлено 2n = 44, хотя встречаются гексаплоидные с 2n = 66 и октоплоидные с 2n = 88 цитотипы (Májovský, Váchová, 1986; Mandak et al., 2003). У *F. sachalinensis*, интродуцированной на Британских островах, обнаружены цитотипы с 2n = 32 и 2n = 44 (Bailey, Stace, 1992; Bailey, Conolly, 1985a, b). В интерфазных ядрах *R. sachalinensis* число ядрышек варьирует от 1 до 3 (рис. 4).

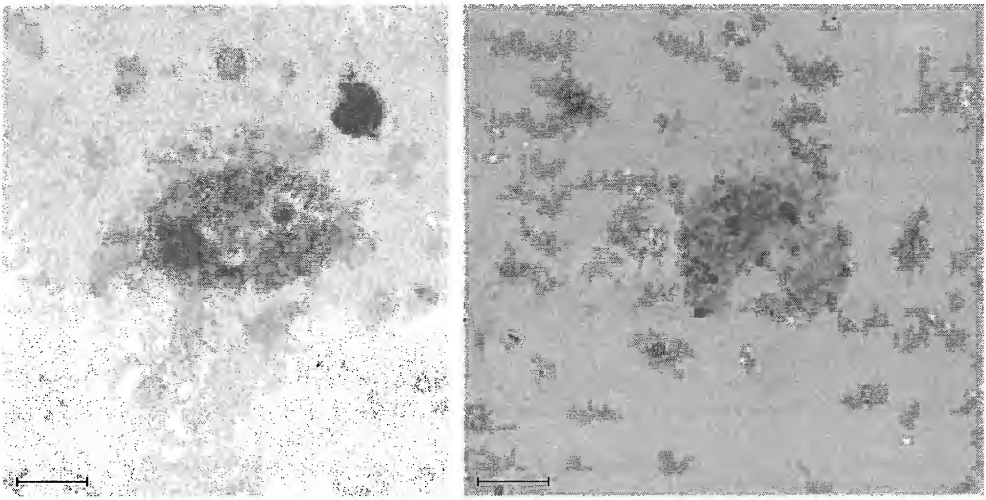


Рис. 4. Разное число ядрышек в интерфазных ядрах *Reynoutria sachalinensis*.
Масштабные линейки — 10 мкм.

Для близкородственного вида *R. japonica* Houtt. также приводятся числа хромосом 2n = 44, 2n = 66 и 2n = 88 (Váchová, Feráková, 1986; Mandak et al., 2003; Пробатова и др., 2006). Таким образом, род *Reynoutria* характеризуется наличием полиплоидных форм; в нем найдены тетраплоидные, гексаплоидные, октоплоидные и более высокого уровня плоидности виды.

Для большинства представителей гречишных, в том числе и для изученных нами видов, характерны мелкие хромосомы (около 2—3 мкм и менее). Изучение кариотипов мелкохромосомных видов растений имеет свои особенности и сложности, для них разрабатываются специальные методические приемы (Муравенко, 2005). Измерение таких хромосом не может проводиться с достоверной точностью, так как разрешающая способность светового микроскопа составляет 0.5 мкм (Гриф, 1992). При проведении кариологического анализа курчавки и рейнутрии были использованы митотические хромосомы на стадии поздней профазы; в это время они находятся в состоянии неполной конденсации и их длина больше, чем на стадии метафазы. Кроме того, использовалась современная цифровая система регистрации изображений хромосомных пластинок, позволяющая их увеличивать. Установлено, что все хромосомы *A. frutescens* и *A. pungens* являются двуплечими (рис. 1, *а*, *б*, 2, *а*, *б*), а среди хромосом *R. sachalinensis* есть двуплечие и с неопределенным положением центромеры (рис. 3).

## Заключение

Кариотипы *Atraphaxis pungens* и *A. frutescens* характеризуются числами хромосом 2n = 48 и 2n = 16. *A. pungens* является гексаплоидом, а *A. frutescens* — диплоидом с основным числом хромосом x = 8. *Reynoutria sachalinensis* содержит 44 хромосомы и является тетраплоидом (2n = 44) с основным числом x = 11.

Хромосомы у изученных видов мелкие, по морфологии двуплечие, у рейнутрии есть хромосомы с неопределенным положением центромеры.

Интерфазные ядра *A. frutescens* и *R. sachalinensis* содержат от 1 до 3 ядрышек, *A. pungens* — от 1 до 8.

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-00296а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Гриф В. Г.* Перспективы развития кариологии растений // Тез. докл. 3-го совещ. по кариологии растений. СПб., 1992. С. 17—18.

*Екимова Н. В., Бажа С. Н., Дробышев Ю. И., Прищепа А. В.* Современное состояние популяций *Amygdalus pedunculata* и *Armeniaca sibirica* в Монголии и стратегия их выживания // Экосистемы внутренней Азии: вопросы исследования и охраны. М., 2007. С. 162—170.

*Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. М., 1973. 356 с.

*Меньшикова Е. А.* Анатомическая и кариологическая характеристика семейства гречишных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1965. 16 с.

*Муравенко О. В.* Исследование кариотипов мелкохромосомных видов растений // Тез. докл. и стендовых сообщ. V Междунар. совещ. и Школы молодых ученых по кариологии, кариосистематике и молекулярной систематики растений. СПб., 2005. С. 65—66.

*Муратова Е. Н.* Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 82—86.

*Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Павлова Н. С.* и др. Числа хромосом видов растений из Приморского края, Приамурья и Магаданской области // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 491—509.

*Смирнов Ю. А.* Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология. 1968. Т. 10. № 12. С. 1601—1602.

*Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений : (Исследование флоры о. Сахалин) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960а. Т. 21. Вып. 4. С. 40—58.

*Соколовская А. П.* Числа хромосом у представителей сахалинского крупнотравья // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960б. Т. 9. Вып. 2. С. 135—137.

*Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Том 4 / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1989. 380 с.

*Флора* Сибири. Том 5 / Отв. ред. И. М. Красноборов, Л. И. Малышев. Новосибирск, 1992. С. 108—107.

*Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 928 с.

*Bailey J. P., Conolly A. P.* Chromosome number of some alian *Reynoutria* species in the Brithish Isles // Watsonia. 1985a. Vol. 15. P. 270—271.

*Bailey J. P., Conolly A. P.* Chromosome number of some tatraploid reynoutrias // Watsonia. 1985b. Vol. 15. P. 422.

*Bailey J. P., Stace C. A.* Chromosome number, morphology, pairing, and DNA values of species and hybrids in the genus *Fallopia* (*Polygonaceae*) // Plant Systematics and Evolution. 1992. Vol. 180. P. 29—52.

*Kim J. Y., Park C. W.* Morphological and chromosomal variation in *Fallopia* section *Reynoutria* (*Polygonaceae*) in Korea // Brittonia. 2000. Vol. 52. P. 34—48.

*Májovský J., Váchová M.* Karyological study of the Slovak flora XIII // Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Botanica. 1986. Vol. 33. P. 63—67.

*Mandák B., Pyšek P., Lysák M.* et al. Variation in DNA-ploidy levels of *Reynoutria* taxa in the Czech Republic // Annals of Botany. 2003. Vol. 92. N 2. P. 265—272.

*Sinoto Y.* Chromosome studies in some dioecious plants, with special reference to the allosomes // Cytologia. 1929. Vol. 1. N 2. P. 109—191.

*Váchová M., Feráková V.* Karyological study of the Slovak flora XII // Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Botanica. 1986. Vol. 33. P. 57—62.

## SUMMARY

The results of karyological study of some *Polygonaceae* species are presented. *Atraphaxis pungens* has hexaploid (2n = 48), and *A. frutescens* has diploid (2n = 16) chromosome numbers with the base number x = 8. The chromosome number for *A. pungens* was counted for the first time. *Reynoutria sachalinensis* has tetraploid number (2n = 44) with the base number x = 11. The chromosomes of these species have two arms, and some of *R. sachalinensis* chromosomes have uncertain centromere location. The interphase nuclei of *A. frutescens* and *R. sachalinensis* contain 1—3 nucleoli, the interphase nuclei of *A. pungens* contain 1—8 nucleoli.

# УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ
# INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 94. № 2)

Стр.

## PLANTAE VASCULARES

**Aldina barnebyana** M. Gonczarov et Yakovl. **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . 270
**Aldina rio-negrae** M. Gonczarov et Yakovl. **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . 271
**Aldina aguae-nigrae** M. Gonczarov et Yakovl. **sp. nov.** . . . . . . . . . . . 273
**Elytrigia Desv. Sect. Dasystachyae (A. Löve) Tzvel. comb. nov.** . . . . . . . . 275
**Agropyron peschkovae Tzvel. nom. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 276
**Agropyron glabrispiculatum (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** . . . . . . . . 276
**Agropyron czerepanovii** Tzvel. **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . 276
*Leymus* **sect. Hystricoides** Tzvel. **sect. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . 276
*Hystrix* **sect. Macrohystrix** Tzvel. **sect. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . 277
*Hystrix* **sect. Microhystrix** Tzvel. **sect. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . 277
**Hystrix sibirica (Trautv.) Kuntze var. glabriglumis (Roshev.) Tzvel. comb. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 277
**Leymus mongolicus (Meld.) Tzvel. comb. et stat. nov.** . . . . . . . . . . . . 277
*Hordeum* **sect. Pusilla Tzvel. sect. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 278
*Bromopsis* **sect. Ciliatae** Tzvel. **sect. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . 278
**Bromopsis beckeri (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** . . . . . . . . . . . . 278
**Bromopsis kazbeckii (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** . . . . . . . . . . . 278
**Bromopsis flexuosa (Drob.) Tzvel. comb. et stat. nov.** . . . . . . . . . . . . 278
**Bromopsis bargusinensis (Drob.) Tzvel. comb. et stat. nov.** . . . . . . . . . 279
**Bromopsis simaczevae (Tzvel.) Tzvel. comb. et stat. nov.** . . . . . . . . . . 279
**Bromopsis uralensis (Govor.) Tzvel. comb. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . 279
**Bromopsis roshevitziana** Tzvel. **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . 279
**Bromopsis probatovae** Tzvel. **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 280
**Avenula jurtzevii** Tzvel. **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 281

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной зависимости и актуальности представленных материалов.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам и рисунки): для обзорных статей — до 30 стр., для оригинальных статей, сообщений, систематических обзоров — 25, описания новых таксонов, флористических находок, по охране растительного мира — 15, для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

### Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа, и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи: Цели и задачи исследования, Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

При оформлении систематических обзоров и описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилии авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки.

Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная.., 1999).

Примеры библиографического описания.

Для монографий:

*Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

*Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

*Определитель* растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

*Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

*Грейтер В.* и др. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

*Cronquist A.* The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

*Князев М. С.* Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

*Inamdar I. A., Murty G. S.* Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

При описании таксонов, оформлении таксономических обзоров и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Сент-Луисский)». СПб., 2001, с учетом изменений и дополнений, принятых на XVII МБК в Вене, в 2005 г. (см.: Егорова Т. В. Об основных номенклатурных предложениях по дополнению и изменению «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятых на заседаниях Номенклатурной секции XVII Международного ботанического конгресса, 12—16 июля 2005 г., Вена // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1232—1241). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты их описаний. Для палеоботанических работ описание должно быть представлено на латинском или английском языках и сопровождаться текстом на русском языке.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов. Гербарий присылать на имя ответственного секретаря Редакционной коллегии Малышевой Н. В. Далее он передается на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Электронная копия рукописи. К 2 экземплярам рукописи, подписанной авторами, необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Иллюстрированный материал (рисунки, фотографии и пр.) нужно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами. Цифровые изображения, представляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 Мб), ZIP (до 100 Мб), Flash. носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте: http://binran.ru. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@naukaspb.spb.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

**Статьи следует направлять по адресу:**

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

## ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

### Требования к авторским изобразительным оригиналам

Фотография, рисунок.

— Изображения на фотографии должны быть четкими, но не очень контрастными.

— Зернистость фотографии не должна быть заметной.

— На фотографиях не должно быть механических повреждений (трещин, заломов) на информативно-важных участках изображения.

— Масштаб вопроизведения должен быть не более 150 %.

— Изображения, имеющие растр, технически непригодны.

— Фотографии должны быть представлены в 2 экземплярах размером не более 210 × 297 мм и не менее 50 × 60 мм.

Принтерная распечатка электронной версии и ксерокопия не может служить оригиналом, необходимо прикладывать оригинальные файлы, с которых была получена эта распечатка.

Цифровые изображения.

— Цифровые изображения, предоставляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 мб), ZIP (100 мб), Flash. Носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

— Векторная (штриховая) графика принимается в виде файлов программы, в которой были созданы и файлы программы CorelDRAW — cdr (версий 7-11).

— Растровая (штриховая) графика принимается в виде факлов программы, в которой были созданы, а также в виде файлов с разрешением: *.tif, *.jpg, *.psd, *.eps.

— Тоновые (растровые) изображения принимаются в виде файлов программы, в которой были созданы: *.tif, *.jpg (не должно быть компрессии с потерями), psd.

— Комбинированные изображения (тоновое изображение со штриховыми элементами) принимается в виде файлов программы, которая их породила, и файлов программы CorelDRAW — cdr (версий 7-11).

— Обязательно наличие распечатки предоставляемого файла.

— Цифровые изображения сопровождаются оригиналом (с чего были оцифрованы).

— Не рекомендуется использовать шрифты менее 5 кегля для одноцветных и 8 кегля для цветных изображений, а также линии толщиной менее 0.15 мм.

— Рекомендуется к файлам прилагать используемые шрифты.

— Реальный размер изображения в электронном виде должен соответствовать размерам оригинала (при требуемом разрешении).

— Изображения должны иметь разрешение: тоновые иллюстрации — 300—600 dpi, комбинированные — 300—600 dpi, штриховая графика — 600 dpi, штриховая графика, насыщенная мелкими информативно-важными элементами — до 1200 dpi.

— Многослойные файлы предоставляются без сведения слоев.

Примечание.

*Во всех случаях, непредусмотренных в настоящем документе, вопрос о приеме иллюстративного материала решается на этапе предварительного просмотра.*

# CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 2)

Page

**Voylokova V. N., Yurtseva O. V., Bobrova V. K., Troitsky A. V.** Morphological and molecular evidence of hybrid origin of *Polygonum aschersonianum* and *Polygonum samarense* (*Polygonaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 161

COMMUNICATIONS

**Volkova L. V.** The morfological specificity of some *Apiaceae* species of West Siberia at initial stages of ontogeny . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 188
**Kobozeva E. A.** Ontogenesis of *Lilium martagon* (*Liliaceae*) . . . . . . . . . . . . . 200
**Blinova I. V.** Number of individuals and dynamics of orchid populations at the northern limit of their distribution in Europe . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 212
**Schurova E. A.** Distribution of *Cerastium krylovii* (*Caryophyllaceae*) in the Ural Mountains . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 240
**Golovina E. O.** The *Filifolium sibiricum* steppes of the western part of the Onon Dahuria 244

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

**Gonczarov M. Yu., Yakovlev G. P., Povydysh M. N.** Notes on the genus *Aldina* (*Fabaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 267
**Tzvelev N. N.** Critical notes on grasses (*Poaceae*) of Russia . . . . . . . . . . . . . 275
**Titov E. V.** On results of interspecific hybridization between *Pinus bungeana* and *Pinus gerardiana* (*Pinaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 282

FLORISTIC RECORDS

**Melekhin A. V.** Lichens from Lapland Nature Reserve new to Russia and Murmansk Region . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 289
**Yurkovskaya T. K., Maksimov A. I.** *Sphagnum subfulvum* (*Sphagnaceae*, *Bryophyta*) in the centre of West Siberia . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 292
**Kucherov I. B., Puchnina L. V., Razumovskaya A. V.** New and rare vascular plants of the Arkhangelsk Region flora . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 296
**Sabirova N. D., Sabirov R. N.** Vascular plant species new to Sakhalin . . . . . . . . 302

CHROMOSOME NUMBERS

**Kvitko O. V., Muratova E. N., Syzikh O. A., Vladimirova O. S.** Chromosome numbers of some conifer species . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 305
**Ekimova N. V., Khrolenko Yu. A., Muratova E. N., Silkin P. P.** Chromosome numbers and karyotypes of some family *Polygonaceae* species . . . . . . . . . . . . . 308
**Index of new plant names** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 314
**Rules for the authors** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 315

# СОДЕРЖАНИЕ

## (БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 2)

Стр.

**Войлокова В. Н., Юрцева О. В., Боброва В. К., Троицкий А. В.** Морфологические и молекулярные свидетельства гибридогенного происхождения *Polygonum aschersonianum* и *Polygonum samarense* (*Polygonaceae*) . . . . . . . . . . . . . 161

СООБЩЕНИЯ

**Волкова Л. В.** Морфологическая специфичность некоторых видов зонтичных Западной Сибири на начальных этапах онтогенеза . . . . . . . . . . . . . . . . . . 188
**Кобозева Е. А.** Онтогенез *Lilium martagon* (*Liliaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . 200
**Блинова И. В.** Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 212
**Шурова Е. А.** Распространение *Cerastium krylovii* (*Caryophyllaceae*) на Урале . . . 240
**Головина Е. О.** Нителистниковые степи западной части Ононской Даурии . . . . . 244

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

**Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П., Повыдыш М. Н.** Заметки о роде *Aldina* (*Fabaceae*) 267
**Цвелёв Н. Н.** Критические заметки о злаках (*Poaceae*) России . . . . . . . . . . 275
**Титов Е. В.** О результатах межвидовой гибридизации *Pinus bungeana* и *Pinus gerardianae* (*Pinaceae*) с *Pinus sibirica* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 282

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

**Мелехин А. В.** Новые для России и Мурманской области лишайники из Лапландского заповедника . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 289
**Юрковская Т. К., Максимов А. И.** *Sphagnum subfulvum* (*Sphagnaceae*, *Bryophyta*) в центре Западной Сибири . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 292
**Кучеров И. Б., Пучнина Л. В., Разумовская А. В.** Новые и редкие виды флоры сосудистых растений Архангельской области . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 296
**Сабирова Н. Д., Сабиров Р. Н.** Новые для Сахалина виды сосудистых растений . . 302

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

**Квитко О. В., Муратова Е. Н., Сизых О. А., Владимирова О. С.** Числа хромосом некоторых видов хвойных . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 305
**Екимова Н. В., Хроленко Ю. А., Муратова Е. Н., Силкин П. П.** Числа хромосом и кариотипы некоторых видов семейства *Polygonaceae* . . . . . . . . . . . . . 308
**Указатель новых названий растений** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 314
**Правила для авторов** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 315

# Для заметок

«Наука»

Индекс
70056

*ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 2. 161—320.*